PRIMITIVSTREIFEN UND NEURULA

DER

WIRBELTHIERE,

IN NORMALER UND PATHOLOGISCHER BEZIEHUNG.

VON

Dr. A. RAUBER,

A.O. PROFESSOR IN LEIPZIG.

MIT 32 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1877.

Das Recht der Uebersetzung bleibt vorbehalten.

R39258

VORWORT.

Noch ist erst kurze Zeit verflossen, seitdem ich den Versuch gemacht habe, die Entwicklung des Primitivstreifens der Wirbelthiere auf einen herrschenden Grundplan zurückzuführen; kaum der Versuch beendigt, auch die Pathologie des Primitivstreifens mit Rücksicht auf Doppel- und Dreifachbildungen der Wirbelthiere unter demselben einheitlichen, ungezwungen sich eröffnenden Gesichtspunkte begreifen zu lernen; als schon ein heftiger, dem äusserlichen Scheine nach mit dem Gepräge exact wissenschaftlicher Arbeit versehener Angriff die Berechtigung einer solchen Anschauungsweise zu leugnen und die Grundlagen einer solchen Auffassung mit allen Mitteln zu erschüttern sich bemüht hat.

Das Princip meiner Auffassung war und ist, das Dotterloch der Autoren, den Urmund, Blastoporus der Wirbelthierkeime in genetische Beziehung zu setzen zur Primitivrinne und Medullarrinne; die Substanzränder des Urmundes aber ebenso in genetische Beziehung zu setzen zum Primitivstreifen, so dass die Primitivrinne als ein Abkömmling des Urmundes, der Primitivstreifen als ein solcher der Substanzränder des Urmundes erscheint. Eine derartige Entwicklungsweise der Wirbelthiere

habe ich 1876 in einer späterhin noch öfter zu berührenden Arbeit als stomatogene bezeichnet.

Bevor diese hiermit in Kürze angegebenen fundamentalen Verhältnisse abschliessend untersucht sind, kann die so vielfältig ventilirte und nicht überall mit Recht in den Vordergrund gestellte Frage der Blätterbildung und Ableitung der Gewebe aus den embryonalen Blättern als von geringerer Bedeutung ruhig im Hintergrunde ihrer weiteren Lösung harren, wenn sie nicht etwa zugleich mit in das Bereich der Betrachtung gezogen werden wollte. Die Blätterbildung (Phyllogenese) und Histogenese vor und ohne Lösung jenes Problems zur Entscheidung bringen zu wollen, dürfte sich mehr und mehr als ein vergebliches Unternehmen herausstellen und zeigt es sich zur Genüge in den bis jetzt vorliegenden Angaben über die Bildung des Mesoderm, wie sehr die Aufmerksamkeit zunächst auf jene zuerst genannte Aufgabe zu concentriren sei. So beabsichtige ich in der That, die Mesodermfrage nicht hier, sondern anderweitig zu behandeln.

Mit Verwunderung dürfte aber Mancher nach der Ursache sich umsehen, welche gegen meine oben ausgedrückte Auffassung so eifrigen Widerspruch hervorzurufen im Stande war. Liegt die Ursache etwa, wie noch zu untersuchen sein wird, in der Nothwendigkeit der Abwehr bedenklicher Irrthümer; liegt sie vielleicht auch in der Unmöglichkeit einer inhaltvollen Entgegnung und geberdet er sich darum um so eifriger; oder entspricht die Schroffheit angeblicher Einwände eines angesehenen Embryologen der geahnten Bedeutung des Gegenstandes: nur um die Darlegung des Gegenstandes selbst hat sich die folgende Abhandlung zu bemühen, sowie sie auch nur die sachliche Kraft von Einwänden zu erwägen hat.

Die folgenden Untersuchungen vermeiden es, im Eingang mit dem Ausdruck der Friedensliebe zu prunken, um hinterher

desto ungehemmter in langen, unziemlichen Ergüssen sich befriedigen zu wollen; sie vermeiden allen falschen Schein und suchen nur auf das Wesentliche auszugehen. Sie weisen aber eben darum die von gegnerischer Seite in Anspruch genommene sonderbare Praetension kurzer Hand zurück, als ob nur auf ihrer Grenze ein tieferes Streben nach Wahrheit vorhanden sei und vorausgesetzt werden müsse; als ob die andre Seite darum nur leichthin und oberflächlich behandelt oder beliebig benützt werden dürfe und als ob es jener darum gestattet sei, ihr Verfahren ganz nach willkürlichem Bemessen und nicht nach ruhiger Ordnung einzurichten. Nichts destoweniger werden die folgenden Blätter etwa geschehene Uebergriffe kaum berühren, etwa vorhandene Versuche ausbeutender Praktiken mit Schonung behandeln, ohne anders als mit sachlichen Gründen zu kämpfen. Auf diese Weise einerseits bestrebt, ächte wissenschaftliche Würde zu wahren, sind sie vor Allem bemüht, das genannte wissenschaftliche Gebiet nach Kräften zu erweitern, ausgedehntere Grundlagen zu gewinnen und die schwankenden Meinungen zu klären. Fürwahr, das fragliche wissenschaftliche Gebiet birgt der grossen Gesichtspunkte genug, um von ihnen allein angezogen und für die ihnen gebührende Zeit von ihnen beherrscht zu sein.

Im Folgenden referire ich, was Knochenfische, Batrachier und Vögel betrifft, nach eigenen Beobachtungen. Auch von den Haien und Säugethieren besitze ich zum Theil hierhergehöriges Material. Ueber Amphioxus, Neunaugen und Ganoiden referire ich nach den Angaben der an Ort und Stelle zu erwähnenden Autoren. Die beigefügten Holzschnitte sind, wo es irgend anging, mit Absicht aus denjenigen Arbeiten gewählt, welche zuerst das Richtige gesehen hatten.

Die Figuren 1, 13 und 14, 22 bis 32 sind Originalien; 3, 4, 11, 12, 15 bis 18 Copien nach *Kowalevsky;* 6 bis 10

nach *M. Schultze;* 19 bis 21 nach *Lereboullet;* unter welchen bisher insbesondere die letzten am wenigsten bekannt und gewürdigt worden sind.

Das Hauptstreitobject bildet das unter allen Thieren am frühesten und andauerndsten untersuchte Hühnchen. Noch immer kann man vernehmen, dass dasselbe eine Art Ausnahmestellung inne habe. Wenn einerseits die übrigen Wirbelthiere schon deshalb in Betrachtung gezogen werden mussten, um den Blick für die Vorkommnisse beim Hühnchen zu schärfen, so geht andrerseits die Axe der vorliegenden Schrift, welcher späterhin ja ausgedehntere Ausführungen zu folgen haben werden, nicht allein durch das Hühnchen, sondern es ist der gemeinsame Plan der Wirbelthierentwicklung in das Auge zu fassen.

Der erste Abschnitt, monoradiale Entwicklung, behandelt die normale, der zweite, pluriradiale Entwicklung, die pathologische Neurula.

Leipzig, November 1877.

A. Rauber.

INHALT.

	Seite
I. Monoradiale Entwicklung	1—64
A. Eier mit totaler Furchung	4—13
B. Eier mit partieller Furchung	13—47
Beurtheilung der Primitivrinnen und Primitivstreifen	47—59
Allgemeine Folgerungen	59—64
II. Pluriradiale Entwicklung	65—85
Axenstellung	70—72
Fortschritt der Entwicklung	72—79
Ungleiche Ausbildung	79
Hintere Verdopplung	79—80
Ursachen der Mehrfachbildungen	80—82
Systematische Stellung	83
Experimentelle Beobachtungen	84—85

Digitized by the Internet Archive
in 2015

https://archive.org/details/b21964865

I. Monoradiale Entwicklung.

Jeder, der die früheren Arbeiten über Wirbelthierentwicklung an seinen Blicken vorüberziehen lässt, wird nicht ohne Verwunderung die auffallende Wahrnehmung machen, dass, während so vieles Andere eingehend berücksichtigt und vergleichend betrachtet worden war, eine vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchung des Primitivstreifens in keiner Weise hervorgetreten ist. Auch das der Bildung des Primitivstreifens *vorausgehende* Entwicklungsstadium entbehrte bis vor wenigen Jahren der vergleichenden Untersuchung. Arbeiten der letzteren Art besitzen wir gegenwärtig. Von der zunehmenden Erkenntniss der Entwicklung der Wirbellosen aus fiel ein Licht auf jene frühere Entwicklungsstufe der Wirbelthiere, die man seitdem nach *Ernst Haeckel* als Stufe der *Gastrula* zu bezeichnen pflegt. Seit jener Zeit hat sich die Erkenntniss Bahn gebrochen, dass die Wirbelthiere in allen ihren Abtheilungen ein Stadium durchlaufen, welches den Gastrula-Formen vieler Wirbellosen mehr oder wenig innig, zum Theil vollkommen, sich anschliesst. Es würde zu weit gegangen sein, wenn man behaupten wollte, schon jetzt seien sämmtliche Einzelnheiten der Gastrulation aller Wirbelthierreihen mit jener Vollendung durchforscht und auf jene Vollkommenheit der Erkenntniss gebracht, wie sie wünschenswerth erscheinen muss und in der Folge allmälig auch erreicht werden wird: an der Thatsache der Durchlaufung einer Gastrulaform von Seiten aller Wirbelthiere selbst lässt sich nicht mehr zweifeln. Was die im Einzelnen noch vorhandenen Mängel betrifft, so treten dieselben beispielsweise deutlich zu Tage bei der Betrachtung der Furchung der Knochenfische und selbst des Hühnchens, mit besonderem Bezug auf deren Furchungshöhle und die mit letzterer nicht zusammen zu werfende Keimhöhle.

Schon bei einer andern Gelegenheit habe ich ein intercellulares Ur-Saftlückensystem im durchfurchten Keim des Enteneies beschrieben und ein solches auch am durchfurchten Hühnerkeim wiedergefunden. Dieses netzförmige, der späteren Blätterscheidung vorausgehende Ka-

nalwerk entwickelt sich, wie ich finde, selbst erst auf Grundlage einer vorhergehenden platten, wenig ausgedehnten Centralhöhle, der eigentlichen Furchungshöhle des Hühnerkeims, die man hier wie anderwärts in physiologischer Hinsicht als ersten, primordialen Saftraum des Embryo betrachten kann.

Fig. 1 des untenstehenden Holzschnittes zeigt einen Meridionalschnitt durch den Hühnerkeim der ersten Furchungsstadien. Die untere Keimschicht ist von einer etwa gleichdicken oberen Schicht an etwas excentrisch gelegener Stelle durch eine kleine Furchungshöhle geschieden. Die obere Keimschicht zeigt 3 Durchfurchungen, demnach 4 Furchungsstücke, von ungleicher Grösse. Die untere Schicht ist noch vollständig ungefurcht. Die horizontale Spaltung setzt sich jenseits der Furchungshöhle noch eine kurze Strecke fort, ohne beide Keimschichten völlig von einander abzuspalten. Nichtsdestoweniger unterscheiden sich beide Schichten sehr deutlich von einander dadurch, dass die untere sehr körnerreich, die obere dagegen feingranulirt ist. Unterhalb des mittleren Theils beider Schichten findet sich die erste Anlage der Keimhöhle. Vollständig ausgebildete Kerne sind nicht vorhanden, eine genauere Auseinandersetzung weiterer Einzelnheiten hier nicht am Platze.

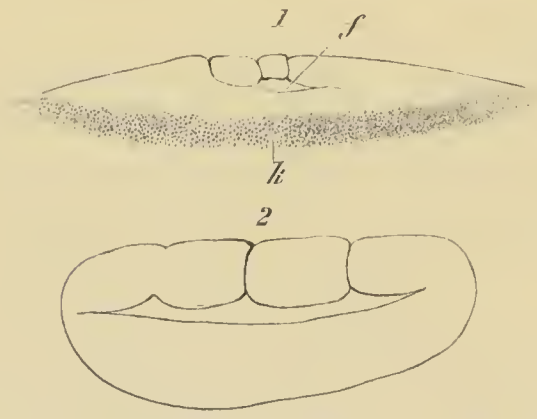

Fig. 1. Hühnerkeim, Eileiterei. $^{18}/_{1}$. *f* Furchungshöhle. *k* Keimhöhle.
Fig. 2. Lachskeim. $^{40}/_{1}$.

Von Knochenfischen hat jüngst *van Bambeke* [1]) die Furchungshöhle des Leuciscus rutilus beschrieben und abgebildet, mit der Bemerkung, dass sie vollständig wieder schwinde und also nur eine transitorische Bildung sei. Obere und untere Keimschicht sind hier zur Zeit des Bestehens der Furchungshöhle bereits in eine sehr grosse Anzahl von Zellen zerlegt. *W. His* [2]) bildet ein frühes Furchungsstadium des Lachskeimes ab, dessen Copie ich in Figur 2 wiedergegeben habe.

Es wird die Aufgabe von Specialarbeiten sein müssen, über diese Höhlen sowohl als auch die Zusammensetzung ihrer Wände weitere

---

1) *v. Bambeke*, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Bruxelles 1875. Pl. 3, F. 1, 2.

2) *W. His*, Neue Untersuchungen etc., Zeitschrift für Anatomie u. Physiologie, 1877, S. 180. — Man vergleiche auch *Oellacher*, Entwicklung der Knochenfische. Zeitschrift für wissensch. Zoologie, Bd. XXII, Tafel XXX, Fig. 24.

Erfahrungen zu sammeln und die sich daran knüpfenden Fragen zur Erledigung zu bringen.

Was nun aber die Gastrula der Wirbelthiere betrifft, so könnte ich es im Hinblick auf die bekannten Auseinandersetzungen von *Haeckel* sowie einer Reihe neuerer Arbeiten vielleicht ganz unterlassen, diese Entwicklungsstufe, so genau wir sie kennen, in den Rahmen unsrer Betrachtung zu ziehen. Wenn es trotzdem geschieht, soweit es nothwendig erscheint, so liegt der Grund einfach im Interesse der Deutlichkeit. Denn die Gastrulation ist die Vorstufe der Primitivstreif- und Primitivrinnenbildung, die Vorstufe der Neurulation, um das Verhältniss mit kürzerer Bezeichnung auszudrücken.

Während man nun den Primitivstreifen als eine völlig neue, von der Vorstufe scheinbar unabhängige, unvermittelt einem Deus ex machina gleich auftretende Erscheinung auffassen und als solche mit leiblichem Auge erblicken zu müssen glaubt, erkennen wir jetzt den engsten materiellen Zusammenhang beider Stufen. Ich will dabei noch ganz absehen von der Beobachtung *Kölliker's*, der Excentricität des Furchungsmittelpunktes beim Hühnchen, *Kupffer's* bei den Knochenfischen, *Balfour's* und *Schultz's* bei den Haien. Dennoch erweist sich der noch auseinanderzusetzende Zusammenhang beider Stufen als ein neues Beispiel, dass die Entwicklung keine Sprünge mache, sondern dass ein Glied an das andre sich folgerecht anschliesse. Es sei hier gestattet, auf einen trefflichen, theilweise schon bei *von Baer* vorfindlichen, in schärferer Fassung von *Bergmann* und *Leuckart*[1]) ausgedrückten Satz hinzuweisen, der neuerdings vielfach mit Enthusiasmus gebraucht, bezüglich seines Ursprungs aber um so weniger beachtet wird. Es ist der folgende: »Erscheint uns aber die Annahme nicht mehr fremdartig, dass zwischen den Eiern aller Thiere sich wichtige, wenn auch zarte materielle Verschiedenheiten finden, wissen wir ferner, dass auch die Samenfädchen des männlichen Samens die mannigfaltigsten Verschiedenheiten wenigstens der Form darbieten, so wird uns auch die Ansicht nicht so sehr abschrecken, dass in einem jeden Dotter nach der Befruchtung die Nothwendigkeit, zu einem Individuum einer bestimmten Thierspecies zu werden in der Qualität seiner Materie begründet ist. Jeder einzelne Entwicklungsmoment ist die nothwendige Folge des vorausgegangenen und die Bedingung des folgenden. Es ist wie bei einer nach bestimmten Gesetzen ge-

1) *Bergmann* und *Leuckart*, Vergleichende Anatomie und Physiologie des Thierreichs. Stuttgart 1851. S. 19.

zogenen Linie, z. B. einer Spirale. Die Spirallinie kann nach den mannigfaltigsten Verhältnissen gebildet werden, aber der kleinste Theil einer gegebenen Spirale enthält die Formel in sich: wir mögen diesen Theil vom Anfange oder von irgend einer andern Stelle hernehmen, stets ist mit ihm die Nothwendigkeit einer bestimmten Richtung gegeben, wenn die Linie weiter fortgeführt werden soll, einer Richtung, welche in einer langen Strecke mit den Richtungen anderer Linien fast zusammenfallen, allmälig aber dennoch immer weiter und deutlicher von ihnen abweichen kann«.

Von den beiden grossen Gruppen der Wirbelthiereier, der holoblastischen und meroblastischen Gruppe, ist zunächst die erstere in Betrachtung zu ziehen. Es soll hierbei keineswegs schon jetzt die Beurtheilung jedes einzelnen Keimes angeschlossen werden, sondern es ist die Zusammenstellung des für den vorliegenden Zweck wichtigsten thatsächlichen Materials die allernächste Aufgabe. Nach Erfüllung dieser letzteren wird in besonderem Abschnitt die Beurtheilung des Thatbestandes, die Vergleichung der Entwicklungsweisen des Primitivstreifens gegeben werden.

Bemerkung. Um eine durchgreifende Bezeichnung zu besitzen, ist der Umschlagstheil der oberen in die untere Keimschicht im Folgenden überall Keimring genannt. Er entspricht dem »Randwulst« der Knochenfische, Haie. Beim Hühnchen hat man sich gewöhnt, unter Randwulst blos den verdickten Theil der unteren Keimschicht zu verstehen; Randwulst + bedeckendes Ectoderm = Keimring. Der Keimring der Frösche z. B. ist der die Rusconi'sche Spalte überragende Wulst des Blastoderm.

A. Eier mit totaler Furchung.

1. Amphioxus[1]. Fig. 3 und 4.

Ueber diesen so vielbesprochenen Fisch genügt es sich kurz zu fassen. Nach geschehener Einstülpung der einblättrigen Keimblase verengert sich die Einstülpungsöffnung allmälig mehr und mehr und rückt auf die hintere Seite, während zugleich der Embryo sich bedeutend in die Länge zieht und seine obere Fläche sich abflacht. Die Ränder des abgeflachten Rückens fangen an sich zu erheben, es entsteht die Rückenfurche. Die Ränder der Einstülpungsöffnung gehen unmittelbar über auf die Ränder der Rückenfurche, während die Einstülpungsöffnung allmälig auf den Rücken gelangt. So entsteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Darmrohr und dem Nerven-

1) *A. Kowalevsky*, Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Petersburg 1867. Und *Max Schultze's* Archiv Bd. XIII Heft 2.

rohr, welcher mit dem endlichen Verschluss der Einstülpungsöffnung schwindet. Die Substanzränder der letzteren aber bilden demgemäss das hintere Ende der Medullarplatten. Das Mesoderm entsteht durch Abspaltung von der unteren Keimschicht. Fig. 3 zeigt einen Embryo von 9, Fig. 4 einen solchen von 12 Stunden: es ist die eine Seite des letzteren bereits abgeflacht.

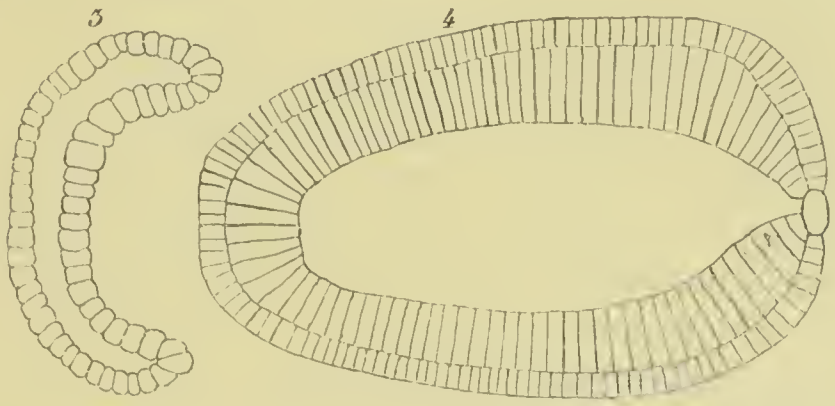

Fig. 3 und 4. Amphioxusembryonen von 9 und 12 Stunden. Im Meridionalschnitt.

2) Petromyzon Planeri[1]) und fluviatilis[2]). Fig. 5—10. $^{30}/_{1}$.

Die beiden ersten Furchungslinien am Ei von Petromyzon Planeri haben ähnlich dem Verhalten des Amphioxus, bei natürlicher Stellung des Eies, meridionale Richtung und es folgt nun eine dritte, äquatoriale Furche, welche das Ei in eine obere und untere Hälfte scheidet. Die folgenden Furchungslinien treten nun immer zunächst in der oberen Eihälfte auf und wiederholen sich erst langsam nachfolgend in der unteren. Der nächste Einschnitt ist ein äquatorialer in der oberen Eihälfte und folgen daselbst noch 2 neue derselben Art, bevor auf der unteren Hälfte eine Parallelfurche mit aller Deutlichkeit sichtbar geworden ist. Wenn die obere Hälfte bereits 64 Abschnitte zeigt, hat die untere deren erst 16. Eier aus dem 5. bis 6. Furchungsstadium besitzen schon eine wohl ausgebildete Furchungshöhle, deren Wandung ringsum aus einer einschichtigen Lage ungleichgrosser Zellen besteht. Diese einschichtige Lage verwandelt sich durch Theilung der Zellen sowohl der oberen als unteren Hälfte in eine mehrschichtige. Die obere Eihälfte dehnt sich indessen durch Vergrösserung der Furchungshöhle aus, so dass sie die untere an Volumen übertrifft: sie beginnt allmälig die untere zu überwachsen.

---

1) *Max Schultze*, in Naturkundige Verhandlungen der holländischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Haarlem. Zwölfter Theil. Haarlem 1856.

2) *Ph. Owsjannikow*, in Bulletin de l'Acad. imp. de St. Pétersbourg. T. XIV, 1870.

Die Umwachsung geht nicht gleichmässig vom ganzen Rand der Aequatorialfurche aus, sondern rückt ungleich vor, ohne einen scharfen Rand in der einen, rascher überwachsenden Hälfte zu erzeugen, während der gegenüberliegende Rand durch Verdickung sich etwas aufwulstet. Dieser gewulstete Theil, der nach den Seiten hin allmälig sich verdünnt, ohne sich völlig zu verlieren, ist der Keimring der Cyclostomen zu nennen. In der Mitte des aufgewulsteten Randes erhebt sich der letztere etwas höher, während in dem angrenzenden Theile der unteren Eihälfte eine Vertiefung entsteht, die bald ziemlich scharfe Ränder erhält und sich als eine runde Oeffnung zu erkennen gibt, die in das Innere des Eies führt. Der aufgewulstete Rand der oberen Hälfte erhebt sich immer mehr helmartig und rückt dabei über die untere gelbliche Eihälfte vor, während gleichzeitig die Vertiefung an der Grenze beider immer ansehnlicher wird. Der helmartige Vorsprung der oberen Hälfte gleicht sich darauf mehr aus und nach fast vollständiger Umwachsung stellt das Ei einen ovalen oder birnförmigen Körper dar, an seiner ursprünglich unteren, jetzt aber bei natürlicher Lage der Eier mehr nach oben gewendeten Seite mit einer Vertiefung versehen, welche nach der oberen Seite hin von einem wallartigen Rande umgeben ist, nach der anderen dagegen allmälig ausläuft. Die in das Innere des Eies führende Vertiefung entspricht dem Rusconi'schen Loche des Froscheies: sie wird zur Analöffnung des Embryo. Durch das Ueberwachsen wird die Nahrungshöhle gebildet. Mit zunehmender Nahrungshöhle verkleinert sich die Furchungshöhle immer mehr, um schliesslich ganz zu verschwinden. Zur Zeit der verschwindenden Furchungshöhle besteht deren Decke aus 3—4 Zellenlagen, deren obere sich leicht ablösen lässt.

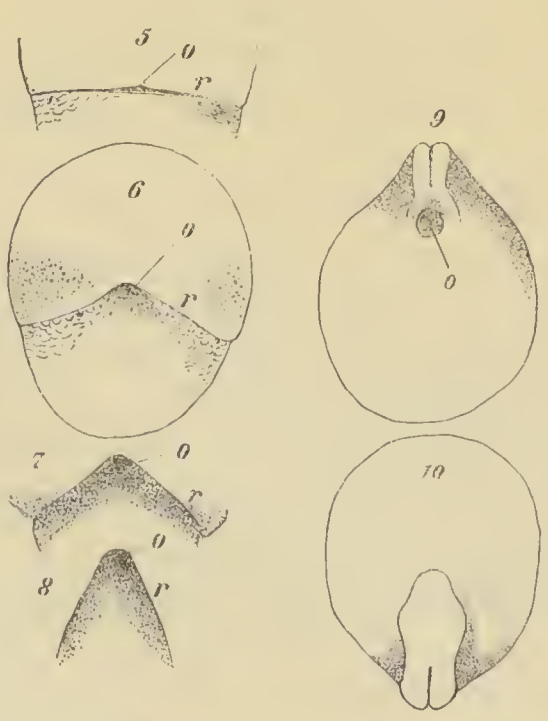

Fig. 6. Petromyzon Pl., 69 Stunden nach Befr.
Fig. 9, 10. „ „ am 8. Tage n. B., hintere und vordere Ansicht.
Fig. 5, 7, 8. Umwachsungsränder verschiedener Stadien. *o* Rusconi'sche Oeffnung. *r* Keimring, eine Randkerbe zeigend.

Die Embryobildung geschieht nun weiter durch Erhebung der Rückenwülste. Diese laufen an der Analöffnung in einem spitzen Winkel zusammen, weichen nach dem andern

Eipole hin mehr auseinander und vereinigen sich am späteren Kopfende des Embryo bogenförmig. Die Rückenwülste nähern sich darauf schnell einander und lassen nur noch eine feine Furche, die Primitivrinne, zwischen sich, die nach einigen Stunden geschlossen wird, während sich das spätere Kopfende des Embryo immer mehr aus der Ebene der Eioberfläche erhebt. Die Analöffnung verkleinert sich immer mehr: ein Zusammenhang zwischen dem von ihr ausgehenden hinteren Ende der Darmhöhle und dem vorderen Theil der letzteren konnte indessen nicht direct gesehen werden.

Entsprechend verhalten sich die Flussneunangen, wie aus der Angabe von *Owsjannikow* hervorgeht. Auch hier soll die Rusconi'sche Oeffnung in die definitive Analöffnung übergehen.

Figur 6 zeigt das Ei von Petromyzon Planeri, 69 Stunden nach der Befruchtung. Die Umwachsung der unteren Eihälfte durch die obere ist im Gange, der Eingang in die sich bildende Nahrungshöhle deutlich. Fig. 9 und 10 zeigen den Embryo vom 8. Tage n. B.; am Kopfende hat sich die Primitivrinne geschlossen, in das Schwanzende ist das Rusconi'sche Loch mit eingezogen. Fig. 7 und 8 stellen Umwachsungsränder späterer Stadien dar, als Fig. 5 und 6.

Das Aussehen des Umwachsungsrandes ändert sich demgemäss in auffallender Weise. An der hinteren, der Einstülpungsöffnung entsprechenden Eifläche ist der zugehörige Umwachsungsrand anfänglich (Fig. 5) bogenförmig, wird alsdann (Fig. 6) winkelig mit nach aufwärts gerichteter, abgerundeter Winkelspitze und abwärts convexen Schenkeln. Später (Fig. 7, 76 Stunden n. B. und Fig. 8, 93 Stunden n. B.) schärft sich der anfänglich stumpfe Winkel mehr und mehr zu.

Vergleichen wir hiermit den Einstülpungsrand des Amphioxus in seinen verschiedenen Stadien bis zum endlichen Verschlusse der Einstülpungsöffnung, so haben wir hier, so weit die vorhandenen Abbildungen einen Schluss gestatten, beständig ein bogenförmiges Vorrücken der Substanzränder, ausgenommen in der letzten Periode der Verwachsung [1]). Da auf die Form des Vorrückens der Substanzränder bei der Betrachtung aller folgenden Eier besondere Rücksicht zu nehmen ist, so können wir schon hier eine Praecessio arcuata (bei Amphioxus) von einer Praecessio angularis (bei den Cyclostomen) unterscheiden.

Eine besondere Beachtung verdient weiterhin, dass bei den Neun-

1 Ich muss an dieser Stelle lebhaft bedauern, über die beiden Eier mich bisher durch eigene Anschauung nicht haben unterrichten zu können. Die wesentlichen Verhältnisse übrigens können an den Figuren gesehen werden.

augen die Einstülpung oder Ueberwachsung beginnt in der äquatorialen Gegend des Eies. Die allmälige Verengerung der Einstülpungsöffnung bei Amphioxus beginnt nach geschehener Einstülpung gleichfalls vom grössten Parallelkreise aus, dem Aequator, oder einem dem letzteren nahe kommenden, wie es scheint sogar dorsalwärts liegenden Parallelkreise (s. Fig. 3).

Bei der Praecessio arcuata kann man von der Bildung einer in der Mitte der verschiedenen hinteren Bogenhälften herablaufenden Naht ohne fernere Untersuchung füglich noch nicht sprechen. Wohl aber ist dies gestattet bei der Praecessio angularis, indem hier deutlich wird, dass die seitlich von der Winkelspitze gelegenen correspondirenden Substanztheile allmälig nach der Medianlinie zusammenrücken und daselbst sich miteinander verbinden. Dieser Vorgang lässt auf ein entsprechendes Verhalten bei Amphioxus Rückschlüsse machen und wird hierüber noch späterhin zu berichten sein.

3) Störe. Fig. 11 und 12.

Wir besitzen über die Entwicklung des Störs eine von *Kowalevsky*, *Owsjannikow* und *Wagner* [1] ausgegangene, mit Figuren versehene Mittheilung, aus welcher das Folgende zu entnehmen ist.

Die Störe bilden in Betreff ihrer Entwicklung einen Uebergang von den Knochenfischen und den Neunaugen zu den Amphibien. Das reife Ei hat ovale Gestalt, ist stark pigmentirt wie das des Frosches und enthält viele Dotterplättchen. Es sind 2 Hüllen vorhanden. An einem Pol liegen 7 Mikropylen; die eine liegt in der Mitte und sechs umgeben dieselbe in Form eines Kreises. Die Segmentation ist eine vollkommene. Zuerst theilt eine Meridianfurche das ganze Ei in zwei Theile; dann durchkreuzt eine zweite Furche dasselbe. An dem Pol, an welchem die erste Theilung begann, fängt eine Aequatorialfurche an und theilt den Dotter in neue Segmente. Die Theilung geht viel rascher auf der oberen Hälfte des Dotters vor sich, als auf der unteren; während dort der Dotter schon in kleine Zellen zerfallen ist, finden wir auf der unteren Fläche noch sehr grosse Zellen. Während dieser Theilungen ändert sich die Farbe der Eier: die obere Hälfte wird hellgrau, die untere dunkelgrau, selbst schwarz.

Sobald am oberen Pol 6—8 Segmente gebildet sind, entsteht schon die Segmentationshöhle. Am Ende des ersten Tages beginnt die Bildung des Rusconi'schen Loches: an der Grenze der kleinen und grossen

1) Entwicklungsgeschichte der Störe. Bulletin de l'Acad. de St. Pétersbourg. T. XIV, 1870.

Furchungszellen zeigt sich zuerst eine Aequatorialfurche, die an einer Stelle eine grössere Einkerbung bildet. Der obere Rand der Furche ragt etwas über den unteren vor und bildet einen wallförmigen Rand. Er ist als Keimring zu bezeichnen.

Nachdem die Furchungshöhle ihr Maximum erreicht und fast den ganzen oberen Pol des Eies eingenommen hat, beginnt die Bildung der Darmhöhle. Oberhalb des genannten Walles zeigt sich der Embryonalschild, als Anlage des Embryo. Die Zellenschicht der oberen Eihälfte beginnt nun allmälig sich auf die untere zu verbreiten und sie zu überwachsen, so dass zuletzt nur ein kleiner Theil grosser dunkler Zellen unbedeckt bleibt. Die Darmhöhle, die um den Pfropf des Rusconi'schen Loches liegt, nimmt immer mehr an Umfang zu. Auf dem länglich gewordenen Embryonalschild zeigen sich seitlich zwei concentrische Linien: nach innen liegt die Anlage der Medullarplatten, die am hinteren Ende das Rusconi'sche Loch wellenförmig umgeben; nach aussen geben sich die Ränder des verdickten mittleren Keimblattes zu erkennen. In der Mitte des Embryonalschildes liegt die Primitivrinne. Sie endigt in dem Reste des Rusconi'schen Loches, welches nunmehr die Gestalt einer engen Spalte oder Ritze angenommen hat, während die Keimhöhle um diese Zeit verschwindet.

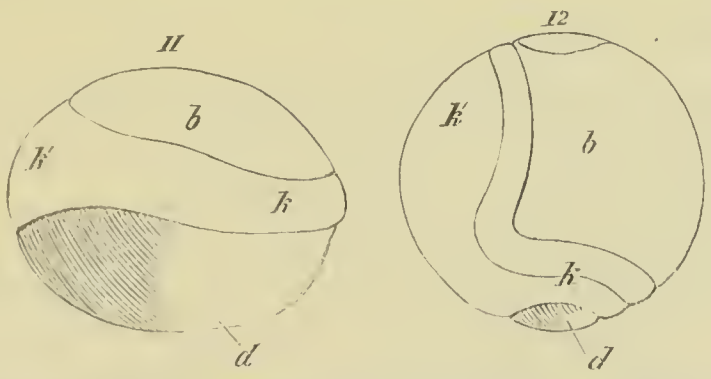

Fig. 11 und 12. Ei des Störs. Fig. 11, vom Ende des 1. Tages n. B. *k* Keimstreifen = Keimring; *k'* Keimstreifen der Embryonalanlage; *d* Dotterpfropf; *b* Blastoderm, zunächst Ectoderm.

Nach der Furchung besteht die Decke der Keimhöhle aus einem oberen dünnen, aus kleinen Zellen bestehenden Blatt. Nachdem sich die Darmhöhle gebildet hat, besteht die Decke der letzteren aus zwei Blättern, einem oberen und einem unteren. Sie gehen beide am Rand des Rusconi'schen Loches ineinander über. Nun trennt sich von dem unteren Blatt eine untere Zellenreihe, um das Darmdrüsenblatt zu bilden; diese Zellen sind reich an schwarzem Pigment und werden nach unten grösser. Jener Theil, welcher nach Bildung des Darmdrüsenblattes übrig geblieben ist, bildet das mittlere Blatt. Dasselbe zerfällt sehr früh, noch vor der Bildung der Rückenfurche in eine mediane Zel-

lengruppe, die Chorda dorsalis und in die seitlich liegenden Urwirbel- und Seitenplatten. Wenn das Rusconi'sche Loch sich schliesst und der Ecker'sche Pfropf sich zurückzieht, entsteht eine freie Communication zwischen dem Darm und dem Rückenmarkskanal. In anomalen Fällen wird der Pfropf, anstatt sich in den Drüsenkeim zurückzuziehen, nach aussen gestossen und gelangt auf diese Weise in den Rückenmarkskanal.

4) Batrachier. Fig. 13 und 14.

Was den Rhythmus der von *Prévost* und *Dumas* entdeckten Furchung des Froscheies betrifft, so hat *Remak*[1]) zuerst die auffallenden Verschiedenheiten hervorgehoben, welche sich zwischen der oberen und unteren Eihälfte in Bezug auf die Schnelligkeit der Furchung bemerkbar machen. Die erste Meridianfurche entsteht, wie er bemerkte, mit Blitzesschnelle in der oberen dunkeln Hälfte des Eies; die Fortsetzung dieser Furche im Bereich der unteren, weissen Eihälfte schreitet dagegen so langsam fort, dass zuweilen eine halbe Stunde und darüber vergeht. Die zweite Meridianfurche, senkrecht auf der ersten, erscheint in derselben Weise. Darauf folgt die in verschiedener Weise ablaufende Aequatorialfurche. In der Folge betrifft die Furchung zuerst die obere Hälfte. Wenn im Ganzen 64 Abschnitte vorhanden sind, furcht sich die obere Hälfte zweimal hintereinander, so dass sie 128 Abschnitte darbietet, während die untere nur 32 zählt. Fortan ist hiermit eine Ungleichheit beider Hälften in Zahl und Grösse der einzelnen Abschnitte gegeben.

Schon nach beendigter Aequatorialfurchung bildet sich die Furchungshöhle. Sie liegt mit weiterer Ausbildung in der oberen Eihälfte und nimmt bald ungefähr $^1/_3$ des ganzen Eies ein.

Die nächste Veränderung besteht in der Bildung der Ruseoni'schen Oeffnung. Nachdem die dunkle Eihälfte sich nach abwärts etwas vergrössert hat, durch Pigmentirung angrenzender weisser Zellenlager, zeigt sich, wie *Rusconi* gefunden, eine dem Laufe eines Parallelkreises folgende 30—40° unterhalb des Aequators liegende Rinne auf der einen Seite des Eies; bald darauf eine kleinere, ergänzende auf der andern Seite. Von jener aus beginnt die Bildung der Nahrungshöhle, nach *Remak's* Ausdruck durch eine Einstülpung von unten her. Der die Rusconi'sche Spalte überragende Keimtheil stellt den Keimring dar.

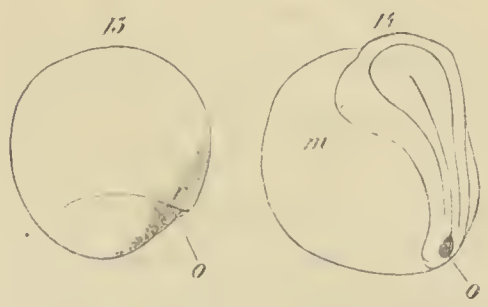

Fig. 13 und 14. Ei des Frosches kurz nach Beginn und vor dem Schluss der Umwachsung. *o* Rusconi'sche Oeffnung; *m* Rückenwülste; *r* Keimring.

1) Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1855.

Anfangs eine platte, wenig geräumige Höhle, vergrössert sich die Nahrungshöhle mit zunehmender Umwachsung nach vor- und rückwärts und verdrängt schliesslich die Furchungshöhle. Der oberhalb der Rinne gelegene Theil ist gewulstet. *Remak* unterscheidet hier 3 Schichten, eine äussere und mittlere graue, kleinzellige; und eine innere weissliche grosszellige. Letztere geht in den Boden der Furchungshöhle, erstere in deren Decke über. Am freien Rand biegen die äussere braune und innere weisse ineinander um, das mittlere, blindendigende, zwischen sich fassend. Dem Schwinden der Furchungshöhle und der damit zusammenhängenden vorderen Erweiterung der Nahrungshöhle folgt in der Regel die Verschliessung der Rusconi'schen Oeffnung; zuweilen bleibt letztere noch längere Zeit offen, bis zur Erhebung der Medullarplatten, selbst bis zur Schliessung des Medullarrohrs. Mit dem Schwund der Furchungshöhle ändert sich die Lage des Eies im Raum, indem das untere Ende sich hebt, das obere sich senkt, eine Rotation von etwa 450° vollziehend.

Die Medullarwülste umkreisen das Dotterloch, welches zum Verschluss sich anschickend, nur eine spalt- oder trichterförmige Oeffnung darstellt, in welche das Ende der Primitivrinne mündet. Eine freie Communication zwischen Medullarkanal und Darmkanal entsteht, wie *Kowalevsky* betonte, wenn die Spalte sich schliesst und der weisse Dotterpfropf sich zurückzieht. In anomalen Fällen kann der Pfropf, statt sich in den Darmdrüsenkeim zurückzuziehen, nach aussen gestossen werden und gelangt auf diese Weise in den Rückenmarkskanal.

Eine Abbildung des Embryo von Pelobates fuscus, welche das Hereinziehen der Rusconi'schen Oeffnung in das Bereich der Medullarplatten deutlich zeigt, findet sich bei *Bambeke*[1]). Von der Unke bestätigte es *A. Goette*[2]). — Von einer genaueren Erörterung der Abkunft des Mesoderm soll hier abgesehen und nur erwähnt werden, dass nach *Stricker*[3]) die Decke der Keimhöhle an der Bildung des Mesoderm unbetheiligt ist: letzteres bildet sich vielmehr aus Zellen, die vom Boden der Keimhöhle zur Decke heransteigen. Auch *Goette* leitet das Mesoderm von der unteren Keimschicht ab, während *van Bambeke* sich *Remak* nähert: selbst das unter der Axenplatte liegende Entoderm ist nach ihm umgebogene Deckschicht des Ectoderm.

---

1) Recherches sur les développement du pélobate brun. Mém. couronnés, T. XXXIV 1868.

2) Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875. S. 174.

3) Lehrbuch der Histologie.

Fig. 13 zeigt das Ei von Rana esculenta kurz nach dem Beginn der Ueberwachsung; Fig. 14 dasselbe Ei kurz vor dem Schlusse der Rusconi'schen Oeffnung, von welcher die Primitivrinne ausgeht.

Verfolgen wir das Vorrücken des Randes der oberen Keimschicht über die untere am Ei des Störs und des Frosches, so fällt die grosse gegenseitige Uebereinstimmung der Form des Vorrückens in die Augen. Bis in die Nähe des Verschlusses der Rusconi'schen Oeffnung haben wir eine Praecessio arcuata jenes Randes. Erst ganz zuletzt ist die Rusconi'sche Oeffnung schlitz- oder spaltförmig und verschliesst sich demgemäss durch Vereinigung der Seitenränder. Letztere Form ist nichts anderes als eine aus immer grösserer Zuschärfung des Winkels der Praecessio angularis hervorgegangene Form und als Praec. longitudinalis der angularis an die Seite zu stellen. Eine Abbildung der schlitzartigen Endform des Urmundes des Frosches findet sich in meiner Abhandlung Primitivrinne und Urmund.

5) Säugethiere.

Am schwierigsten liegen die Verhältnisse für jetzt bei den Säugethieren. Nach den bekannten Untersuchungen von *Bischoff*[1]) entsteht die Embryonalanlage dadurch, dass ein Theil der Furchungskugeln nicht zur Bildung der Keimblase aufgebraucht wird, sondern an einer bestimmten Stelle der Keimblase als rundlicher Haufen von Furchungskugeln liegen bleibt.

Nach *van Beneden's*[2]) neueren Untersuchungen wäre jene rundliche Gruppe von Furchungskugeln die gesammte untere Keimschicht, welche ursprünglich von den Zellen der Keimblase eng umschlossen war. Die letzteren, kleineren Zellen werden als das Ectoderm aufgefasst, welches durch allmälige Umwachsung (Epibolie) die andere Zellengruppe eingeschlossen hat. Vor vollendeter Umwachsung würde demgemäss ein Rusconi'sches Loch, ein Pfropf desselben vorhanden sein, wie bei den vorhergenannten Thieren. Die Keimblase kommt nach *van Beneden* so zu Stande, dass an dem, jenseits des Rusconi'schen Loches gelegenen Eipol, zwischen Ectoderm und der Entodermkugel, seröse Flüssigkeit in steigender Menge sich ansammelt, wobei zuletzt die Entodermkugel abgeplattet und wandständig wird. Schon die beiden ersten Furchungskugeln würden verschiedene Bedeutung besitzen: Die eine,

---

1) Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere; die verschiedenen Monographien desselben Verfassers.

2) La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères. Communication préliminaire. Extrait des Bulletins de l'Acad. roy. Belgique II. série, T. XL, No. 12, 1875.

obere, grössere, sich rascher theilende, stellt das Ectoderm, die andere das Entoderm dar. Im Anschluss an die Bezeichnungen *Haeckel's* nennt *van Beneden*, den zur Bildung der Embryonalanlage führenden Vorgang, welcher an den der vorherbeschriebenen Eier sich allerdings genau anschliessen würde, die Bildung einer Metagastrula.

Für die Genauigkeit der hierbei gebrauchten Untersuchungsmethoden spricht, dass, während sämmtliche neueren Beobachter am runden Fruchthof des 5tägigen Kanincheneies nur zwei ihn zusammensetzende Keimblätter erwähnen, *van Beneden* mit Recht schon zu dieser Zeit bestehende drei Keimblätter beschreibt, so dass eines derselben von den übrigen Beobachtern übersehen worden ist. Unabhängig von seinen Angaben bin ich, gleichfalls 1875, zu demselben Ergebniss gelangt und habe eine bezügliche Abbildung gegeben[1]. Während aber jene übersehene äusserste Keimschicht von dem genannten Forscher gerade als das Ectoderm des Kaninchens gedeutet wird, glaubte ich in derselben nur eine Deckschicht des Ectoderm zu erblicken.

B. Eier mit partieller Furchung.

6) Haie.

Die Furchung bei Haien beginnt nach *Balfour*[2] und *Schultz*[3] an der Oberfläche des kugeligen Keimes etwas excentrisch und schneidet zuerst nur auf die halbe Dicke des Keimes ein.

Unter den über die erste Entwicklung der Haie vorhandenen Untersuchungen nehmen diejenigen *Kowalevsky's* eine hervorragende Stelle ein. Das Erscheinen dieser Arbeit[4] in russischer Sprache hat ihr Bekanntwerden sehr verzögert, theilweise verhindert. Aus dieser ist das Folgende hier zu bemerken.

Die ersten Entwicklungsstufen bei Mustelus und Acanthias sind einander so ähnlich, dass die an dem ersteren beobachteten Vorgänge bei letzterem sich wiederfanden. An dem Ei unterscheidet man wie bei den Vögeln eine Keimscheibe und einen Nahrungsdotter. Die Keimscheibe ist von einer körnigen Masse umgeben, welche, wie der weisse Dotter der Vögel, als nicht ganz entwickelte Dotterplatten aufgefasst werden können: beide sind Nahrungsmaterial und nehmen kei-

---

1) Sitzungsberichte der naturf. Gesellschaft zu Leipzig, 1875, 4. Heft.

2) Preliminary account etc.; Journal of Anat. X; A comparison of the early stages in the developpment of Vertebrates; Quart. Journal of microsc. Sc. 1875.

3) Archiv f. mikrosk. Anatomie von *M. Schultze*, Bd. XIII.

4) Sitzungsberichte der naturf. Gesellschaft in Kiew 1870.

nen directen Antheil an dem Aufbau des Embryo. Nur die Keimscheibe unterliegt der Segmentation.

Beobachtet wurde am Mustelus ein Stadium mit 3, eines mit 4 Furchungskugeln. In einem folgenden Stadium befanden sich 9 grössere Furchungskugeln im Umkreis um 3 kleinere gestellt. Am Ende der Furchung besteht die Keimscheibe aus einer sehr grossen Zahl von Zellen und erinnert an jene Form der sich total furchenden Eier, die als Maulbeerform bezeichnet wird. In dieser Stufe liegt der Keim unmittelbar dem Nahrungsdotter auf. Mit weiterem Wachsthum erscheinen die Ränder der durchfurchten Keimscheibe dicker und dunkler und beginnt eine an die Keimhöhle der Vögel erinnernde, flüssigkeiterfüllte Höhle unterhalb der verdünnten Keimmitte aufzutreten. Letztere ist, wie sich an Querschnitten ergibt, einschichtig, der Rand (Keimring) hingegen besteht aus zwei unmittelbar ineinander übergehenden Schichten: folglich entsteht das untere Blatt entweder durch Delamination oder durch einfaches Umbiegen des Blattes; eine directe Beobachtung war hier nicht möglich. Nach Befunden an einigen Knochenfischen, bei welchen der verdickte Rand durch Umbiegung entsteht, scheint bei Mustelus ein ähnlicher Vorgang angenommen werden zu können. Der verdickte Rand wächst in Form einer soliden, zelligen Platte nur an jener Stelle centripetalwärts, die dem Embryonalschilde entspricht. Weiter der Mitte zu wird der Zusammenhang der Zellen des unteren Blattes lockerer; ebenso wandern sie ringsum in dünnen Reihen der Mitte zu und treffen sich hier. Während dieser Zeit wächst die Keimscheibe sehr rasch und nimmt der Durchmesser fast um das Doppelte zu. Nur die mittlere Partie des vom Rande ausgehenden Vorsprungs, des Embryonalschildes, wird zum Aufbau des Embryo verwendet.

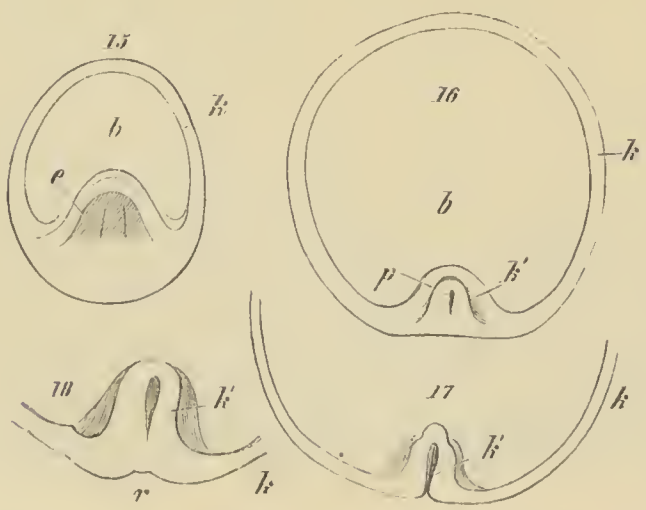

Fig. 15—18. Entwicklungsstadien vom Hai. *c* vordere Embryonalanlage; *b* Blastoderm, zunächst Ectoderm; *k* Keimstreifen oder Keimring; *k'* Keimstreifen der Embryonalanlage; *p* Primitivrinne; *r* Randkerbe.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung bildet sich im vorderen Theil des Embryonalschildes, vor dem Auftreten eines Primitivstreifens eine kurze, meridional verlaufende Rinne, die Primitivrinne. Sie erstreckt sich als-

bald bis zum hinteren Rand der Keimscheibe. Gleichzeitig fängt der vor der Rinne liegende Theil des Schildes an sich zu erheben und zuzuschärfen. Ist nun die Rinne bis zum hinteren Keimscheibenrand angelangt, so erscheint der Embryo wie eine Falte des Keimrings. Dazu trägt der Umstand bei, dass die Rinne sich sogar bis unterhalb der Scheibe erstreckt. Der vordere, abgehobene Theil des Embryo wächst nun weiter nach der Mitte der Keimscheibe zu: es erheben sich seitwärts und rückwärts die Medullarplatten, deren Biegung nach abwärts am hinteren Rand der Keimscheibe deutlich wahrzunehmen ist. Hier ist bereits die Chorda zu bemerken als ein vom äussersten vorderen bis zum hintersten Ende sich erstreckender Stab. Darauf beginnt die Rechtskrümmung des Vorderendes des Embryo. In dem Winkel der Krümmung oder etwas weiter hinter demselben gelangen die Medullarplatten am frühesten zum Verschluss. Diese stärkere Erhebung der Medullarplatten erstreckt sich rasch nach vorn und etwas langsamer nach hinten. Da die Rückenrinne auch unterhalb der Keimscheibe eine Strecke weit verläuft, so klaffen die Medullarplatten an der Umbiegungsstelle am weitesten. Endlich schliesst sich auch dieser hintere und untere Theil. Indem aber dieser letztere sich nach unten um die Chorda umbiegt, ist ein unmittelbarer Zusammenhang der Medullarplatten und des Medullarrohres mit dem Darmrohr gegeben und communiciren beide Röhren miteinander.

Das mittlere Keimblatt entsteht aus dem primären unteren durch Abspaltung. Auch die Chorda ist ein Abkömmling des primären unteren Blattes. Im Keimring kommt die Verdickung auf Rechnung des vereinigten unteren und mittleren Keimblattes.

Aus dieser Darstellung ist zu entnehmen und hervorzuheben, dass *Kowalevsky* eine seitliche Verwachsung der umgebogenen Theile des Keimringes, die nach ihm in die Medullarplatten aufgenommen werden, constatirt und die betreffende Strecke des Keimes zum embryonalen Leib auch hinzurechnet.

Auch *Balfour* [1]) schildert diesen Verwachsungsvorgang und lässt gleichfalls die zusammengewachsenen Hälften rückwärts in die Embryonalanlage eintreten. *W. His* [2]) nimmt eine etwas ausgedehntere

1) Die Stelle ist folgende: Next the two sides of the bay coalesce, the bay becomes obliterated and the effect produced is exactly as it the blastoderm had grown round the yolk at the point corresponding with the tail of the embryo as well as every where else.

2) Zeitschrift für Anatomie u. Entwicklungsgeschichte 1876.

Verwachsung an, indem auch weiter vorwärts gelegene Keimringtheile in die Embryonalanlage eintreten.

Die Ableitung des Mesoderm aus der primären unteren Keimschicht wird von den verschiedenen Beobachtern mit grosser Uebereinstimmung angegeben. Die excentrische Lage des Furchungsmittelpunktes tritt auch an *Kowalevsky's* 3 ersten Figuren deutlich zu Tage.

Fig. 15—18 stellen aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung von Mustelus laevis dar, die vor dem Verschluss des Dotterlochs liegen.

7) Knochenfische.

In Hinsicht der Furchung verdient zunächst eine Angabe von *Kupffer* [1]) bemerkt zu werden, nach welcher bei Spinachia, Gasterosteus u. s. w. die beiden ersten Furchen sich zwar in der Regel im Centrum der Keimscheibe kreuzen, aber doch nicht immer, indem bisweilen die zweite Furche excentrisch auftritt. In seltenen Fällen erscheinen zwei Parallelfurchen nacheinander.

Ueber das Auftreten der Furchungshöhle und ihr Verhältniss zur Keimhöhle wurde schon Eingangs das hierher Bezügliche hervorgehoben.

Während die Umwachsung des Dotters durch die Keimscheibe erfolgt, an deren Rand beide primären Keimschichten in einander umbiegen, treten besondere Bildungen innerhalb der Keimscheibe auf, welche die erste Anlage der definitiven Körperform bewerkstelligen.

Nach *Lereboullet* [2]), dessen Angaben hier voranzustellen sind, sieht man beim Hecht die ersten Spuren des Primitivstreifens zur Zeit, als die Keimhaut auf dem Aequator der Dotterkugel angelangt und ihr Rand in einen Wulst angeschwollen ist, als dickere und undurchsichtigere Stelle der Keimhaut unmittelbar über dem Wulste, mit dem ihre breite Basis unmittelbar zusammenhängt. Diese Embryonalanlage bildet den Embryo mit Ausnahme der Schwanzregion, welche von dem zum Verschlusse sich anschickenden Wulste gebildet wird.

Neuere Angaben [3]) desselben Autors schildern den Entwicklungsvorgang beim Hecht folgendermassen:

Der freie Rand der Keimblase (sac blastodermique) unterscheidet sich bald durch seine Dicke von dem übrigen Theil. Er bildet einen Ringwulst, welcher seiner Bedeutung nach embryogener Wulst (bourre-

---

1) Beobachtungen über die Entwicklung von Knochenfischen. *M. Schultze's* Archiv Bd. IV, 1868.

2) Embryologie comparée du brochet etc.; Mémoires présentés T. XVII.

3) Recherches sur les monstruosités du brochet; Annales des sciences nat. IV. série, Zoologie T. XIX.

let embryogène zu nennen ist, weil derselbe allein das den Embryo erzeugende Organ darstellt. S. Fig. 19 u. 20. Und weiterhin:

Wenn die Keimblase sich zum Verschlusse anschickt, oft schon wenn sie kaum den Aequator überschritten hat, sieht man an einem Punkt des embryogenen Wulstes eine Zellenanhäufung sich bilden, die anfangs wenig vorspringt, aber bald rasch an Ausdehnung gewinnt. Dieser Vorsprung ist im Sinne des Eimeridians gerichtet: er erzeugt einen länglichen Körper, der vorn olivenförmig verbreitert ist und dessen Substanz sich nach rückwärts in den embryogenen Wulst fortsetzt. — Es ist leicht zu sehen, dass dieser Embryo ein Product des embryogenen Wulstes ist: denn jener zeigt sich nicht sofort als Ganzes auf der Keimhaut, wie man es nach den Beschreibungen annehmen könnte, sondern er entsteht nach und nach, immer am Wulst beginnend: da diese Leistung aber rasch vollzogen wird, so entzieht sie sich leicht der Beobachtung.

Besondere Beachtung verdient noch eine Angabe *Lereboullet's*, die sich auf Missbildungen des Hechtes bezieht. S. Fig. 21.

In einer fünften Kategorie beschreibt er nämlich scheinbare Doppelbildungen mit Einem Kopf, Einem Schwanz, aber zwei Körpern dazwischen. Die Mitte besteht aus zwei Armen, welche einen elliptischen, mehr oder weniger offenen Raum mit dem Reste des Dotterloches (*d*) einschliessen. Bei genauerer Betrachtung findet er jedoch, dass jeder Arm nicht einen ganzen Körper, sondern nur die Hälfte eines regelmässigen Körpers bilde. Jederseits ward ein nervöser Strang, eine Chorda und eine einfache Reihe von Urwirbeln gesehen. Vorn und rückwärts treten beide Arme zusammen. Sie machen ihm den Eindruck der Längstheilung eines einfachen Körpers in zwei symmetrische Seitenhälften. In einzelnen Fällen verschwand der eine Arm allmälig und gelangte zur Resorption.

In diesen Fällen, glaubt *Lereboullet*, verlängere sich der aus dem embryogenen Wulst stammende Primitivstreifen nicht und der Randwulst trete vicarirend ein. So sei also der Ringwulst zu betrachten als eine Anhäufung, ein Magazin organisatorischer Lebenselemente, der Ausgangspunkt aller Embryonalbildungen, der regelmässigen wie der unregelmässigen, und darum embryogener Randwulst zu nennen.

Wenn auch diese Wahrnehmungen noch nicht das Ganze des thatsächlichen Entwicklungsmodus enthalten, so enthalten sie doch bereits den grössten Theil desselben: insbesondere erbringen sie unbewusster Weise vom pathologischen Felde her den von der Natur vollzogenen experimentellen Beweis des thatsächlichen Entwicklungsganges

und schien es gegenüber den noch bestehenden theilweisen Differenzen der Anschauungen verschiedener Autoren von besonderem Interesse, die noch zu beschreibenden Fälle von mir sogenannter Hemididymi an einem Beispiele vorzuführen. Denn wenn nichts Anderes, so beweisen diese Fälle (man vergleiche Fig. 21 organologiseh) unwiderleglich, dass der embryogene Wulst die Embryonalanlage selbst sei, und

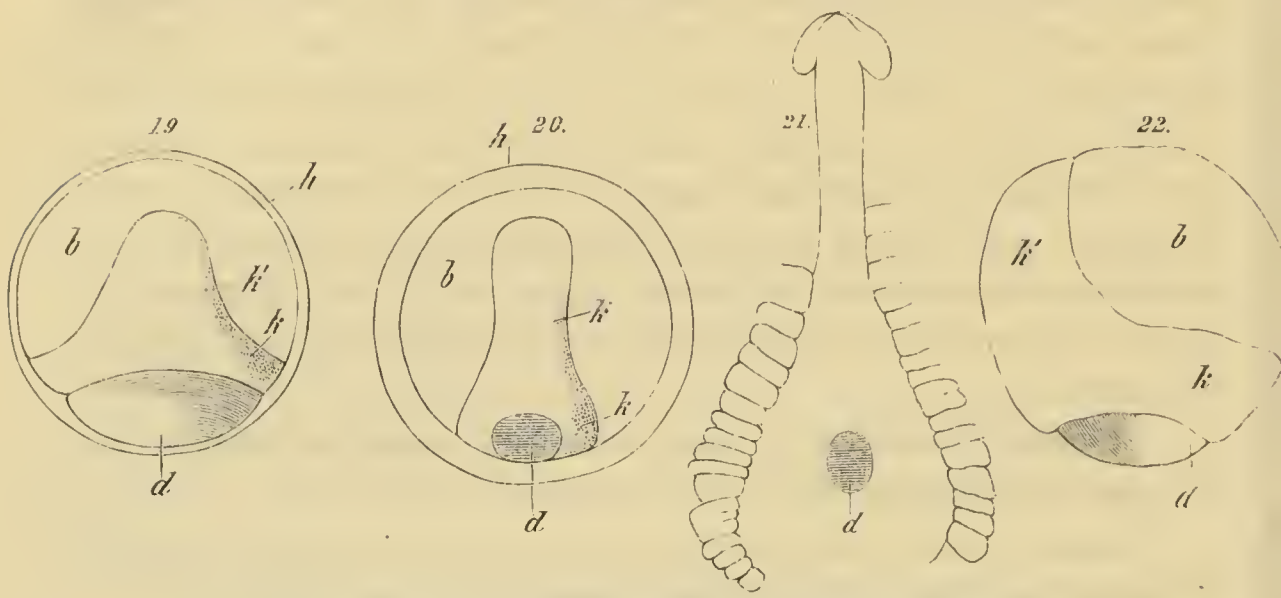

Fig. 19 u. 20. Zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien vom Hecht.
Fig. 21. Hemididymus vom Hecht. Die Randwulsthälften oder Keimstreifen *k* sind nicht zur Vereinigung gelangt, haben aber Urwirbel entwickelt.
Fig. 22. Keim des Barsches, Seitenansicht. *b* Blastoderm, zunächst Ectoderm; *k* Keimstreifen oder Keimring; *k'* vordere Embryonalanlage; *d* Dotterloch, Urmund; *h* Dotterhaut.

dass beide Hälften desselben, wenn sie an ihrer Vereinigung gehindert sind, für sich selbst die ihnen zukommende Differenzirung durchmachen, Urwirbel entwickeln u. s. w.

Wenn aber schon *Lereboullet* den vorderen und hinteren Körpertheil aus dem Keimring des Knochenfisches hervorgehen liess, während er seine Verwendung für den mittleren Körpertheil übersah, so drückte sich *Kupffer*[1]) über die Bildung des Primitivstreifens bei Knochenfischen folgendermassen aus:

Bei den Gasterosteis erfolgt die Anlage des Embryo im engeren Sinne, bevor die Keimhaut die halbe Dotterkugel überzogen hat. Sobald die Keimhaut so weit ausgedehnt ist, dass ihr freier Rand etwa 45° vom oberen Eipol absteht, tritt ein Unterschied hervor zwischen den Zellen des Randes und der Keimhaut, es entwickelt sich der »Keimsaum«. Von ihm geht die Embryonalanlage aus: an einer Stelle beginnt der Saum sich zungenförmig gegen den Pol vorzuschieben, in das

1) Beobachtungen über die Entwicklung von Knochenfischen. *M. Schultze's* Archiv Bd. IV, 1868.

helle Mittelfeld hinein und dieser Fortsatz wächst bis zum Pole vor, so dass die Axe desselben in einem Meridian des Eies liegt. Gleichzeitig wulstet sich der Keimsaum stärker in dem Abschnitte, von dem jener Fortsatz seinen Ausgang nimmt, während am entgegengesetzten Umfange die Wulstung abnimmt. Die Hauptmasse der Zellen des Saumes schiebt sich nach der Stelle hin, wo die neue Bildung ihren Ausgang nimmt.

Zu derselben Zeit, fährt *Kupffer* fort, wo die Keimhaut weiter wachsend mit dem freien Rand ihres Saumes an den Aequator gelangt, hat der Embryonalschild den Pol erreicht, der nicht überschritten wird. Das Längenwachsthum der Anlage ist nunmehr blos von dem weiteren Vorrücken der Keimhaut gegen den entgegengesetzten Pol hin abhängig. So bei Gasterosteus und Spinachia. Am Ei der Gattung Gobius beginnt die Ausbreitung des Keimes nicht mit gewulstetem Rand, sondern in dünner Schicht: sobald aber der Rand dem Aequator der Dotterkugel sich nähert, ändert sich das Verhältniss rasch.

Die bisher in der Polgegend angehäufte Hauptmasse der Zellen drängt zum Rande hin, verdickt denselben beträchtlich, während die Keimhaut am Pole von nun an bis zur vollendeten Umwachsung sich stetig verdünnt. Unmittelbar nachdem der Saum sichtbar geworden ist, beginnt eine Verschiebung seiner Zellen; bis dahin ringsum in gleicher Mächtigkeit liegend rücken sie nach der einen Seite zusammen, verdicken aber nicht blos den Rand bei entsprechender Verdünnung der entgegengesetzten Seite, sondern die Anhäufung beginnt sofort sich gegen den Keimpol vorzuschieben: die Bildung des Embryonalschildes ist eingeleitet. Um dieselbe Zeit bedeckt sich das noch freie Segment des Dotters. So trat die Bildung des Embryonalschildes bei der einen Gruppe am Beginn, bei der zweiten am Schlusse der Umwachsung auf, dort in der Nähe des Kopfpols des Eies, hier vom entgegengesetzten Pol aus.

Die folgenden Beobachter äussern sich in verschiedener Weise. So ist nach *van Bambeke*[1] das Vorrücken der Keimhaut über die Dotterkugel ein allseitiges, während *Oellacher*[2] denselben Vorgang an der Forelle als einseitigen auffasst, so dass die Umwachsung gegen jene Stelle vordränge, an welcher der Embryo sich bildet. *Van Bam-*

1) Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Bruxelles 1875.

2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschrift für wissensch. Zoologie Bd. XXII, 1872.

beke lässt übrigens vom Randwulste einerseits die primitive Embryonalanlage, andrerseits den Caudaltheil des Fisches hervorwachsen, *Lereboullet* hierin sich anschliessend. Jene auch von *Goette* [1] untersuchte verdickte Stelle des Randwulstes nennt der letztere den Embryonaltheil des Randwulstes, da sie später in die Embryonalanlage hereingezogen werde. Die Ursache der Dotterumwachsung erklärt *Goette* in einer centrifugalen Zellenverschiebung und glaubt, dass dieselbe nach der Seite der zukünftigen Embryonalanlage am stärksten wirke, so dass mehr als die Hälfte der ursprünglichen Zellenmasse des Keimes in dieselbe eingeht. Nach *W. His* [2] Erfahrungen an Lachs- und Forellenkeimen ist die Längsverwachsung ausgedehnter, als sie von *Lereboullet* und selbst *Kupffer* constatirt worden war, indem die erste Embryonalanlage blos den Kopf erzeugt, an welchen rückwärts die zusammentretenden Randwulsthälften sich anschliessen.

Ich selbst habe mich bereits oben über die Entstehung der Embryonalanlage des Hechtes in gleichem Sinne ausgesprochen und denselben Bildungsmodus auch bei der Forelle bestätigt gefunden. —

Unter den Knochenfischen liefern nun Hecht, Forelle, Lachs Eier von verhältnissmässig grossen Dimensionen und es ist fraglich, ob dasselbe Verhältniss ohne Weiteres auf Eier mit kleinen Dottern übertragen werden dürfe. Auch sind die von *Kupffer* angegebenen Unterschiede der Randwulstbildung bei verschiedenen Gruppen wenig geeignet, Verallgemeinerungen das Wort zu reden, die als verfrühte bezeichnet werden müssen, so lange sie nicht dazu dienen, zur Untersuchung selbst hinzudrängen und aufzufordern.

In letzterer Beziehung nun erlaube ich mir auf Figur 22 hinzuweisen, welche die Seitenansicht des Keimes vom Barsch kurz vor dem Verschluss des Dotterloches wiedergibt. Die Umrisse des Eies und der Embryonalanlage sind mit dem Prisma an dem in Chromsäure erhärteten, beider Eihüllen entledigten Ei aufgenommen. Auf diese Weise treten die Grenzen der verschiedenen Abschnitte noch deutlicher hervor als im frischen Zustande. Eine Primitivrinne oder Rückenfurche ist noch nicht vorhanden; die Embryonalanlage, der Primitivstreifen, geht in den breiten, den Urmund umsäumenden Keimring ohne Unterbrechung über. Die Embryonalanlage ist vielmehr nichts anderes als

---

1) Der Keim des Forelleneies. *Max Schultze's* Archiv 1873.

2) Unters. über die Entw. von Knochenfischen. Zeitschrift für Anatomie u. Entwicklungsgeschichte 1875.

eine höhere, gegen den oberen Eipol sich erstreckende Stelle des Keimringes selbst. Der Urmund ist noch nicht geschlossen. Je mehr er sich zum Verschluss anschickt, um so deutlicher tritt zu Tage, dass nicht blos jener Vorsprung des Keimringes, sondern der letztere in seiner Totalität die Embryonalanlage ausmache und in sie aufgehe. Der Verschluss geschieht in der Weise, dass er von derjenigen Seite ausgeht, auf welcher der Vorsprung liegt, indem dieser durch das seitliche Zusammenrücken der restirenden Keimringhälften nach abwärts immer mehr an Länge gewinnt, ohne dass längs der Mitte der Oberfläche des Vorsprungs schon jetzt eine Rückenfurche oder Primitivrinne auftritt. Ganz nach demselben Plan entsteht nun auch jener Vorsprung selbst: nicht durch Vorwärtsschieben einer Zellenmasse von hinten her, sondern durch eine rückwärts laufende doppelseitige Zellenverschiebung um eine fixe, schon mit der Bildung des Randwulstes vorhandene dickste Stelle des letzteren selbst, mit gleichzeitig dadurch vor sich gehender Umfassung der Dotterkugel und Verschliessung des Urmundes. Jene fixe Stelle ist die vordere Embryonalanlage. Irgend eine Abgrenzung zwischen der Anlage des Kopfes und Halses lässt sich jedoch weder zu Beginn der Keimringbildung, noch selbst in dem vorgerückten Stadium der Figur 22 finden und dürfte gerade in diesem Mangel einer schärferen Abgrenzung der den gesammten Randwulst bildenden Zellenlager das wesentliche unterscheidende Merkmal dieser von der vorhergenannten Gruppe enthalten sein. Je später es bei einem Ei in Bezug auf den Umfang der Dotterumwachsung zur Keimringbildung kommt, um so rascher wird einerseits die Bildung der gesammten Embryonalanlage sich vollziehen, um so weniger aber werden andererseits Differenzirungen und Gliederungen innerhalb der Gesammtanlage sofort sich bemerklich machen. Hiermit ist aber zugleich schon gesagt, dass ein principieller Gegensatz zwischen den Entwicklungsformen der bekannten Knochenfischkeime nicht besteht, sondern dass der Entwicklungsplan seinem Wesen nach einer und derselbe sei.

Den Ursprung des mittleren Keimblattes setzen *Oellacher* und *Goette* in die untere Keimschicht, ebenso *W. His*; *Kupffer* lässt es vom oberen Keimblatt abspalten, ebenso *van Bambeke*; der letztere zieht indessen zu seiner oberen Schicht das hinzu, was Andere die untere Schicht nennen; im Sinne der Uebrigen leitet er es demnach von der unteren Schicht ab; als wirkliches Entoderm gilt ihm dagegen die »Couche intermédiaire«, desgleichen *Kupffer*, welcher die entsprechende Zellenlage unter dem Keim schon früher beobachtet hatte.

Nach *Calberla*[1] entsteht das Mesoderm aus der unteren Keimschicht; ebenso bei Petromyzon und den Batrachiern.

8) Huhn. Fig. 23—25.

Die Embryometrie, wie man die Messung von Embryonen und ihren Theilen zu nennen sich schon erlauben darf, ist zwar wie jeder andere Zweig der Mikrometrie zu keiner Periode der embryologischen Wissenschaft vollständig vernachlässigt worden, wie jeder Blick in ältere und neuere embryologische Schriften deutlich beweist. Man hat die wichtigsten Verhältnisse gemessen und ist sich auch zu jeder Zeit des Werthes und der Bedeutung der Messung bewusst gewesen. Es ist zwar die Lehre vom Ei und der Furchung ohne embryometrischen Aufwand entwickelt worden; es wurde das Dasein und die Bedeutung der embryonalen Blätter ohne Messung entdeckt und zu gleicher Zeit auch der Faltenmechanismus dieser Blätter; ohne vorausgehende Messung ist die Descendenztheorie aufgestellt, die Theorie der Präformation gestürzt; die Lehre vom Keimepithel, die mehrförmige Gastrula und so vieles Andere gefunden worden und würde es Unrecht sein, von der Initiative der Zahlen in unsrer Wissenschaft zu hoch gespannte Leistungen zu erwarten. Die Zahl geht hier selten dem Gedanken voraus, sondern der Gedanke hat der Messung vorauszueilen. Ist letzteres aber der Fall, dann ist die Messung, wo sie überhaupt am Platze, eine nützlichere Gefährtin, als man es häufig noch zu glauben scheint und ihre Vernachlässigung könnte sich unter Umständen schwer rächen. Die Embryometrie ist eine nützliche Kunst. Mag ein Anderer lange zuvor die richtigen Ergebnisse erzielt, die grundlegenden Gedanken entwickelt haben; derjenige, welcher späterhin eine Reihe von Messungen unternimmt, Additionen, Subtractionen, ja selbst Procentrechnungen in Gruppen aufstellen wird, der Embryometer, wird glauben, nicht blos gemessen, sondern auch gefunden und sogar bewiesen zu haben. Die Embryometrie ist aber auch eine bequeme Kunst: denn nicht genug, dass für den Embryometer ein Embryo erst dann zu existiren beginnt, wenn *lbl* gemessen ist, so ist die Messung ausserdem noch eine sehr leichte, bequem zu vollziehende, wie aus dem Gesagten schon erhellt; in kürzester Zeit lassen sich ganze Colonnen solcher Messungen zusammenstellen.

Es erwächst aber hieraus für Jeden die Aufgabe, sich selbst zum Nutzen minder karg an Zahlenangaben zu sein, wenn er es bisher ge-

1) Zur Entw. des Medullarrohrs und der Chorda u. s. w., Morphol. Jahrbuch Bd. III, Heft 3.

wesen sein sollte; die Aufgabe, jedem embryologischen Capitel ein embryometrisches folgen oder vorausgehen zu lassen. Wenn ich nun selbst im Folgenden dieser Pflicht in geringerem Grade genügen sollte, so liegt die Ursache nicht darin, dass ich glauben würde, es seien am Embryo des Hühnchens schon alle wichtigen Messungen gemacht, bereits vorhanden und neue darum nicht mehr vonnöthen: ich möchte im Gegentheil behaupten, die wichtigsten Messungen an demselben seien noch gar nicht begonnen worden, besonders diejenigen nicht, deren Verfolgung über arithmetische Kenntnisse hinausgehen würde. Ich werde vielmehr an anderem Orte eine Reihe von Zahlenangaben zusammenstellen, da für dieselben hier ein dringendes Bedürfniss zunächst nicht vorliegt. Ein viel dringenderes Bedürfniss liegt dagegen vor, den übrigen Theilen der Embryologie des Hühnchens, der Morphologie der vielbeschriebenen Keimscheibe des Hühnchens gewisser Entwicklungsstufen erneute Aufmerksamkeit zuzuwenden, Primitivstreifen und Primitivrinne derselben wiederholt in das Auge zu fassen. Welche Räthselinschrift wird sich darauf noch entziffern lassen? Ich glaube die zunächst vorhanden gewesenen wesentlichsten Räthsel als endlich gelöst betrachten zu dürfen.

Um zu erkennen, dass das Dunkel, welches noch vor Kurzem über der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens gelagert war, sich zu erhellen begonnen hat, bedarf es nur der Erinnerung daran, dass wir gegenwärtig die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifens, ihre materielle Beziehung zum Urmund und den Substanzrändern des Urmundes und demgemäss die Ursache der Randstellung des Primitivstreifens und der Primitivrinne, für die keine Erklärung vorhanden war, zu verstehen vermuthen dürfen; dass wir die Randkerbe der Keimscheibe zu deuten vermögen, den Aussentheilen der Keimscheibe erhöhte Aufmerksamkeit zu widmen streben, die Gastrula des Hühnchens erkennen: dass wir in dem ursprünglichen Primitivstreifen nur die »vordere Embryonalanlage« erblicken, welcher von rückwärts die hintere Embryonalanlage allmälig sich anschliesst: dass wir die Vorstufen des Primitivstreifens als mit dem Randwulst in unmittelbarer Substanzverbindung stehende Lunula auffassen und die Lehre vom doppelten Keim, die Theorie des weissen Dotters als des Keims der Bindesubstanzen perhorresciren.

Gegen diese Positionen ist kürzlich von *W. His* ein Anlauf unternommen worden. Es werden hier die früheren und neueren Bemühungen dieses Forschers um die Erkenntniss der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens in Frage zu ziehen und einer Würdigung zu unterwer-

fen sein. Manchem dürfte es vielleicht scheinen, als ob mit jenem Angriff der Kampf um den Besitz des Hühnchens zu neuer Flamme aufflackere. Ich selbst erachte dagegen den Kampf um das Hühnchen in den genannten fundamentalen Punkten bereits für entschieden und es möchte nicht schwer sein, in jenem Angriff nur den Versuch zu erblicken, dem im Wesentlichen beendigten Ringen eine andere Wendung und ein anderes Ansehen zu geben.

Das Bestreben, über die Entstehung und Bedeutung des Primitivstreifens und der Primitivrinne genauen Aufschluss zu erhalten, ist alt und reicht zum Theil in die früheste Jugendgeschichte der Embryologie hinein. Den ersten Fortschritt gegenüber älteren, unbestimmteren Angaben, finden wir bei von *Baer*[1]), der diesem Gebilde auch den Namen gegeben. Er beschreibt ihn als einen um die 14. bis 15. Bebrütungsstunde im durchsichtigen Fruchthof auftretenden mittleren Streifen von $1^1/_2$ Linie Länge, bestehend aus einer Ansammlung von ziemlich lose zusammenhängenden Kügelchen, die ihn über die umgebende Fläche der Keimhaut etwas erhebt; zu seinen beiden Seiten erheben sich die *Pander'schen* Primitivfalten, die *von Baer* Rückenplatten bezeichnet; diese und die Chorda entwickeln sich aus dem Primitivstreifen.

Dass zwischen den *Baer'schen* Rückenplatten eine Rinne sich entwickelt, hat zuerst *Reichert*[2]) hervorgehoben und erkannt, dass die obere Schicht der sogenannten Rückenplatte die Anlage des Centralnervensystems, die Medullarplatte ist.

Remak[3]) bezeichnet als Axenplatte oder Primitivstreifen einen in der Axe des Fruchthofes liegenden weissen Streifen, der hervorgeht aus der Verwachsung des oberen und mittleren Keimblattes in der Längsaxe. Er liegt bei seinem ersten Auftreten nicht genau in der Mitte des Fruchthofs, sondern das hintere Ende der hinteren, zuweilen schon zugespitzten Begrenzung des Fruchthofs weit näher als das vordere Ende der vorderen. So innig die Verwachsung auch ist, es lässt sich auf Durchschnitten die Grenze zwischen oberem und mittlerem Keimblatt immer erkennen. Das untere Blatt kann von dem mittleren leicht abgelöst werden, während früherhin diese beiden Blätter eine zusammenhängende Schicht gebildet hatten.

Eine eigenthümliche Auffassung des Primitivstreifens entwickelte

---

1) Entwicklungsgeschichte der Thiere. S. 12—16.
2) Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. S. 104—106.
3) Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere.

Dursy[1]. Der Primitivstreifen nimmt den hinteren Theil des Embryonalschildes ein, der Kopf entsteht vor dem Primitivstreifen in der vorderen Hälfte der embryonalen Anlage. Der Primitivstreif mit den zu beiden Seiten liegenden Theilen des Embryonalschildes stellt das hintere Ende des Embryo dar. Zwischen beiden entwickelt sich nach und nach der Rumpf, von vorn nach hinten fortschreitend. Man sieht, *Dursy's* Auffassung enthält den ersten Versuch, aus dem Primitivstreifen und seiner nächsten Umgebung nicht den gesammten Embryo hervorgehen zu lassen, sondern eine Gliederung der Keimscheibe anzustreben.

Auch *His*[2] und *Waldeyer*[3] lassen den Kopf des Embryo vor dem Primitivstreifen sich bilden, während der Rumpf durch Differenzirung innerhalb des Primitivstreifens selbst entsteht. Auch *Goette*[4] lässt einen gewissen Theil des Embryo vor dem Primitivstreifen entstehen. *Kölliker*[5] hat neuerdings eine Aufstellung vertheidigt, die sich, abgesehen von der Herkunft des Mesoderm, an die Darstellung der zuletzt genannten Autoren anschliesst. Von grosser Bedeutung für die Kopfanlage erscheint hierbei ein seit *Dursy* bekannter vorderer Fortsatz des Primitivstreifens, der seiner Abkunft nach dem Mesoderm angehört, der Kopffortsatz des Primitivstreifens. Den Primitivstreifen selbst lässt *Kölliker* im Gegensatz zu *Dursy* zur Darstellung der bleibenden Gebilde aufgezehrt werden, es unentschieden lassend, ob nicht vielleicht ein Theil des Halses zugleich mit dem Kopfe vor dem Primitivstreifen sich entwickle. Was die Abkunft der Substanz des Primitivstreifens betrifft, so kommt nach *Kölliker* diese Verdickung auf Rechnung einer medianen Wucherung des Ectoderm, von der aus das gesammte Mesoderm sich bildet: dieselbe Abkunft hat der Fortsatz des Primitivstreifens, als ein in die Peripherie sich verschiebender Streifen des Mesoderm.

Wie *Remak* leiten auch *Hensen*[6] und *Dursy* das mittlere Keimblatt vom primären unteren ab: doch schreibt *Hensen* auch dem Ectoderm eine Betheiligung bei. *Peremeschko*[7] dagegen lässt das Mesoderm von Zellen sich entwickeln, welche vom Rande aus zwischen Ectoderm

---

1) Primitivstreif des Hühnchens. Lahr 1867.

2) Erste Entwicklung des Hühnchens im Ei.

3) Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen. *Henle* u. *Pfeufer's* Zeitschrift 1869.

4) Beiträge zur Entwicklungsgesch. *Max Schultze's* Archiv 1874.

5) Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1876.

6) *Virchow's* Archiv, Bd. 30.

7) Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Wiener Sitzungsber. Bd. 57.

und Entoderm einwandern; ebenso *Oellacher*[1]) und *Klein*[2]). Letztere Zellen fasst dagegen *Goette* als die Ursprungsstellen des Blutes auf, während das übrige Mesoderm von dem primären unteren Keimblatt sich abspaltet. Nach *Balfour* und *Foster*[3]) bildet sich das Mesoderm theils aus Zellen des primären unteren Blattes, theils aus einwandernden Zellen *Peremeschko's*. Auch *Durante*[4]) spricht sich für die Abkunft des Mesoderm aus der primären unteren Keimschicht aus, ohne die Betheiligung einwandernder Furchungskugeln völlig auszuschliessen. Nach *W. His*[5]) entsteht das Mesoderm aus Ectoderm und Entoderm, sowie aus Kugeln des weissen Dotters, welche dem Blut und den Bindesubstanzen den Ursprung geben.

Nach ähnlicher Richtung, wie der Primitivstreifen, ist bisher auch die Primitivrinne bearbeitet worden. Fast sämmtliche darüber zu Tage getretenen Anschauungen drehen sich um einen einzigen Punkt, um ihr Verhältniss zur Medullarrinne. Bei *W. His* findet sich noch die Angabe, dass ihr Boden aufbreche und Elemente des oberen Keimblattes zum mittleren austreten lasse. Eine rühmliche Ausnahme machen *Balfour* und *Foster*, indem sie in der Primitivrinne, die sie freilich gänzlich hinter dem wachsenden Embryo verkümmern lassen, ein unbrauchbar gewordenes Erbstück von Ahnen vermuthen, in deren Körper sie eine wesentlichere Rolle zu erfüllen hatte. Einen anderen Weg der Erklärung der Primitivrinne betritt *Kölliker*, den mechanischen. Die Furchung läuft, wie er gezeigt hat, asymmetrisch ab, der Furchungsmittelpunkt liegt excentrisch. Die excentrisch in der Furchung bevorzugte Stelle deutet möglicherweise schon zu so früher Zeit die excentrische Lage des Primitivstreifens an; zu beiden Seiten von dessen Längsaxe erhebt sich darauf durch stärkeres Wachsthum hierselbst je eine leichte Falte, und zwischen ihnen liegt alsdann eine Furche, die Primitivrinne.

Zwischen die angegebenen Arbeiten nun und eine neuere von *W. His*[6]), deren bereits gedacht worden ist, fallen meine eigenen entwicklungsgeschichtlichen Studien. Ich suche mit den letzteren zum Theil den umgekehrten Weg einzuhalten, wie er in den genannten Arbeiten

---

1) Furchung und Blätterbildung im Hühnerei *Stricker's* Studien 1870, Cap. 5.

2) Das mittlere Keimblatt. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 63.

3) Entwicklungsgeschichte, übers. v. *Kleinenberg*. Leipzig 1876.

4) Ricerche fatte nel laboratorio di Anat. normale di Roma 1872.

5) Entwicklungsgeschichte des Hühnchens im Ei, 1868.

6) Neue Unters. über die Entw. des Hühnchens, im Archiv für Anat. u. Phys. 1877; desgleichen in Form eines Programms, 1876.

zu Tage tritt, indem ich vor Allem auf die Erkenntniss des allgemeinen Grundplans der Entwicklung ausgehe und alles Besondere nur in diesem Sinne benütze. Ich bin dabei bemüht, dem eingehendsten Studium der histologischen Structur der verschiedenen Keimtheile, ihrem Wechsel, den histogenetischen Fragen keineswegs aus dem Wege zu gehen, sondern ihnen alle Aufmerksamkeit zu widmen: ohne in der Erkenntniss derselben zunächst gerade mein erstes Ziel, sondern Mittel zum Ziel zu erblicken. Ueber den wesentlichen Inhalt jener Studien wird alsbald genauer zu berichten sein. Vorerst erscheint es von Interesse, die genannte Arbeit von *W. His* in Betrachtung zu ziehen.

Die angewendeten Untersuchungsmethoden erfahren in ihr mit Recht eine genaue Schilderung und ist nach derselben für den Zweck der Härtung neben der Chromsäure insbesondere Salpetersäure von passender Concentration verwendet worden. Anfänglich möchte die Nützlichkeit der Anwendung einer so starken Säure vielleicht Bedenken erwecken, indessen ist dieselbe schon von *Rusconi* mit Nutzen für die Untersuchung der Entwicklung des Frosches verwendet worden. Auch ist es bekannt, dass *Remak* gleichfalls ein kräftiges Härtungsmittel, eine Kupfervitriolmischung von freilich schwächerer Wirkung vortheilhaft und vielfach verwendet habe. Chromsäure wird von *His* aus dem Grunde verworfen, weil sie die normalen Verhältnisse des weissen Dotters zerstören und Artefacte desselben erzeugen soll. Nach meinen eigenen Erfahrungen möchte ich gerade eine schwache Chromsäurelösung, die man nicht über 24 Stunden einwirken lässt, als ein vortreffliches Härtungs- und Conservirungsmittel nicht allein des Keimes, sondern auch des weissen Dotters erklären und empfehlen. Wenn ich die der Arbeit beigegebenen Tafeln berücksichtige und jenes neue Mittel auf seine Leistungsfähigkeit daran prüfe, so werde ich in meiner Meinung sehr bestärkt. Was Keimtheile selbst betrifft, so erscheint insbesondere der Randwulst späterer Stadien in den Zeichnungen sicherlich als Artefact und zeigt nicht entfernt die histologischen Einzelnheiten des Zellengefüges, welche an Chromsäurepräparaten auf das Deutlichste zur Erscheinung gebracht werden können, so dass weder Kerne noch Kernkörperchen, noch Zellengrenzen, noch übriger Zelleninhalt vermisst werden. Das neue Mittel erscheint demnach wenig geeignet, das ältere zu verdrängen, neuen Angaben, die etwa auf jenen fussen sollten, einen Boden zu bereiten, oder etwa gar die Erfahrungen Anderer über den weissen Dotter in Schatten zu stellen.

Welches sind nun aber die neuen Ergebnisse, zu welchen *W. His* gelangt ist? Man wird um so grössere zu erwarten berechtigt sein, als

in den einleitenden Bemerkungen sich die Angabe befindet, es liege ein dringendes Bedürfniss zu erneuter Untersuchung vor. Aus einer grösseren Reihe von Zahlenzusammenstellungen wird nun als einziges positives Ergebniss der Schluss gezogen, die Keimscheibe habe in ihrer hinteren Hälfte ein klein wenig stärkeres Flächenwachsthum als vorn[1]). Dieses unbedeutende Verhältniss zeigt sich übrigens schon auf einigen früher von mir gegebenen Figuren. Verschiedene Abschnitte der Keimhaut erhalten ausserdem einige neue Benennungen, ohne sachliche Erweiterung des Gebietes zu bringen.

Wenn nun aber hierin die positiven Ergebnisse enthalten sind, so erfordert es die Pflicht der Selbstvertheidigung, hinzuzufügen, dass in jene Arbeit ein ganz bedeutender Uebergang nicht von *W. His* herrührender Thatsachen stattgefunden habe. So kennt dieser Autor gegenwärtig, um nur Einiges anzuführen, den Randwulst der Keimscheibe, welchen er früher[2]) verhängnissvoller Weise für weissen Dotter gehalten, Keimwall genannt und wesentlich darauf seine ganze Theorie des »zweiten Keims« errichtet hatte; eine Theorie, die neben dem Faltenmechanismus *Pander's*[3]) den Hauptinhalt der grösseren und kleineren Schriften des genannten Forschers bildet und deren wir nach seiner in der letzten Abhandlung wiederholten Versicherung noch mehrere erwarten dürfen. In Betreff der Weissdottertheorie scheint indessen ein Rückzug sich einleiten zu wollen, indem meine Angabe bestätigt wird, der weisse Dotter werde von den Randwulstzellen aufgenommen.

---

1) Neue Untersuchungen S. 120.

2) Entwicklungsgesch. des Hühnchens im Ei, 1868.

3) Das von mir ausgegangene Hereinziehen der Persönlichkeit *Panders* in die Discussion des »Faltenmechanismus« *Pander's*, das unvermeidlich geworden war, wenn willkürlicher Entstellung und unziemlicher Ausbeutung der Weg verlegt werden sollte, hat *W. His* zu dem Ausspruche geführt, die Discussion über das Hühnchen sei »gründlich vergiftet« worden (Neue Unters. Seite 115). In der Lage von *W. His* (in seinen Briefen an einen befreundeten Naturforscher, die wesentlich den Faltenmechanismus zum Object haben und die Körperform total im *Pander'schen* Sinne erklären, ist von der Priorität *Panders* kein Wort enthalten) ist ein solches Urtheil begreiflich. Indessen sind Reclamationen genannter Art gegenüber *W. His* nicht vereinzelt. Erst kürzlich hat *v. Bischoff* in seinen »Historisch kritischen Bemerkungen u. s. w. München 1877« eine entschiedene Reclamation an dieselbe Adresse gerichtet und die von *His* ausgegebene Theorie der mechanischen Wirkung des Samens auf das Ei als sein Eigenthum beansprucht. Die Angelegenheit gewinnt einen heiteren Anstrich dadurch, dass *His* sich nicht entblödet hatte, *v. Bischoff* des »Aufgreifens« zu beschuldigen. Von ähnlichen, aber indirecten Beschuldigungen wird leider auch später noch die Rede sein müssen. Meiner Auffassung zufolge sind darauf erhobene Reclamationen aber als gründliche Entgiftungen zu beurtheilen.

Als unmittelbaren Vorläufer des Primitivstreifens beschrieb ich eine mehrschichtige, die hintere Hälfte der Area lucida einnehmende, das primäre Entoderm darstellende Zellenlage, welche in der Längsmitte etwas dichter sei, nach vorn allmälig sich verdünne und zu einer einschichtigen Zellenlage auslaufe; rückwärts hänge jene, die Lunula entodermalis, mit den Zellen des Randwulstes unmittelbar zusammen, in der späteren Längsmitte aber sei diese Lunula mit dem Ectoderm keineswegs fester verbunden als seitlich, sondern ein glatter Spalt grenze das Ectoderm ab[1]). Während man früherhin gerade auf eine schon anfängliche axiale Verbindung Gewicht legen zu müssen glaubte, findet sich in der genannten Abhandlung nunmehr genau dieselbe Angabe S. 129: »In der Nähe der zukünftigen Längsaxe liegen die Zellen etwas dichter gedrängt, doch bilden sie keinen irgendwie ausgeprägten axialen Strang, und es muss betont werden, dass noch jede stärkere Einbiegung des Ectoderm längs der Axe fehlt und dass hinsichtlich der Abgrenzung und des Charakters der Schichten das Axengebiet nicht merklich von den daneben liegenden Strecken unterschieden ist.«

Auch die Gastrula des Hühnchens und der Knochenfische findet Aufnahme. Es ist bezeichnend, zu vergleichen, in welcher Weise früher dieser Gegenstand von *W. His* aufgefasst worden ist[2]).

In seinen »Briefen an einen befreundeten Naturforscher« (Leipzig 1875) finden sich folgende Stellen (S. 192): Lieber Freund! Du hast Dich wohl aus meinem letzten Briefe überzeugt, dass von einer Uebereinstimmung in den frühesten Formen embryonaler Wesen jedenfalls nur cum grano salis gesprochen werden darf. Von einem Amphioxusstadium z. B. bei einem Knochenfischembryo zu reden, würde geradezu lächerlich klingen, denn das erste was überhaupt am Knochenfischkeim von Formanlage hervortritt, sind die Anlagen des Gehirns und der Augen, d. h. von Organen, die dem Amphioxus zeitlebens fehlen (!). Auch müssten wir, um die Erfahrungen über Knochenfischentwicklung mit denen über den Amphioxusbau phylogenetisch zusammen zu reimen, »Fälschungen« der *Müller*'schen Regel annehmen, die selbst das

1) Primitivrinne und Urmund, Morphologisches Jahrbuch Bd. II S. 560—561. Taf. XXXVII Fig. 2 u. 3.

2) *W. His* irrt, wenn er die Angabe macht, ich habe die Gastrula des Hühnchens je anders aufgefasst, als sie in meiner Schrift »Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan, Leipzig 1876« geschildert ist; ein genaueres Durchsehen wird dies zeigen. — Im Uebrigen glaube ich voraussetzen zu können, dass gerade frühere Gegner der Gastrula durch Messung dieses Gebiet besonders für sich in Anspruch nehmen dürften.

auf diesem dehnbaren Boden erlaubte Maass weit überschreiten würden. Hätte ich Dir hier über phylogenetische Untersuchungen zu berichten, so würde ich mich daher auch in Betreff der Fische mit dem Geständniss begnügen, dass mittelst der jetzt gültigen Methoden das Aussehen der »Urfische« nicht feststellbar sei.«

Es folgen hierauf Beschreibungen einiger weit entwickelter Säugethierfötusse mit bereits vorhandenen Extremitäten, das Einzige, was über Säugethierentwicklung überhaupt sich vorfindet. Der betreffende Mangel wird aber für den oberflächlichen Leser verdeckt durch reichlich ausgestreute Ausfälle gegen *Ernst Haeckel*, welcher die grosse Aehnlichkeit von einigen Wirbelthier-Embryonen hervorgehoben hatte.

Eine andere zur Gastrulafrage gehörige Stelle findet sich S. 190: »Wirfst Du noch einmal einen Blick auf die eben betrachteten drei Formen von Fischentwicklung, vergleichst Du sie untereinander und mit der früher betrachteten Entwicklung des Hühnchens, so siehst Du, wie gerade einer der fundamentalsten Entwicklungsvorgänge, die Abgliederung des Embryonalleibes aus dem Ei, in verschiedenster Art vor sich zu gehen vermag. Mit allem Aufwande Deiner Phantasie hättest Du bei einem Versuche, aus der Amphioxusentwicklung diejenige des Petromyzon oder des Salmens abzuleiten, sicherlich Schiffbruch gelitten.«

Sehr viel anders lautet h e u t e sein Urtheil über die Gastrula der Wirbelthiere (Neue Untersuchungen u. s. w.): »Der an und für sich nicht fern liegende Gedanke an eine derartige Zusammenstellung ist mir, wie ich zur Vermeidung jeglichen Missverständnisses hervorhebe, weder durch *Haeckel* noch durch *Rauber* beigebracht worden. Er trat mir entgegen unmittelbar nach Durchlesung der ersten *Kowalevsky'schen* Abhandlungen über die Entwicklung der Rippenquallen, der Ascidien und des Amphioxus. Schon im Jahre 1867, im Frühjahr 1869, im Frühjahr 1870 u. s. f.«.

Und dennoch darf sich dieser Autor bisher ungeahndet erlauben, alle Naturforscher, die den Faltenmechanismus *Pander's* nicht angenommen hatten, mit der Bezeichnung »Naturschulmeister und Facultätsdoctores« zu bezeichnen! (Briefe S. 144 u. 214).

Statt mich weiterhin mit der Darstellung und Aufzählung von geschehenen Urtheilsänderungen aufzuhalten, habe ich vielmehr noch einer dritten, in den »Neuen Untersuchungen« zahlreich zerstreuten Inhaltsportion zu gedenken, welche polemischer Art ist und gleichfalls bemerkenswerthe Leistungen enthält.

Das Wesentliche der Polemik richtet sich gegen eine von mir aus-

gegangene Angabe, die Embryonalanlage des Hühnchens liege randwärts. Auf einem etwas schematisch gehaltenen kurzen Berichte [1]) fussend —, mit Hintansetzung meiner später gefolgten ausführlichen, mit Tafeln versehenen Abhandlung scheint nun *W. His* meine frühere Angabe in der Weise zu fassen, als hätte ich die Aufstellung gemacht, die Embryonalanlage des Hühnchens liege am Rande des Randwulstes! Dies habe ich nicht behauptet, sondern, wie die massgebenden Figuren zeigen [2]), eine Randstellung der Embryonalanlage schon an der Keimscheibe des frischgelegten Eies in der Weise constatirt, dass ich dieselbe nach rückwärts in das Gebiet des Randwulstes mit unbestimmbarer Grenze hineinreichen lasse. Seine Gegenbehauptungen richten sich demgemäss nicht gegen Wirklichkeiten, sondern gegen seine eigene Auffassung. Die von *W. His* gegebene Schilderung der Randstellung bringt weiterhin nichts Neues, sondern lehnt sich vollständig an meine früher gegebene Darstellung an, über welche alsbald noch genauer zu berichten sein wird. Ebendaselbst wird die mir entgegengehaltene Behauptung ihre Widerlegung finden, ein conjunctives Moment im Wachsthum des Primitivstreifens des Hühnchens, das ich als vorhanden und für unwiderleglich richtig erklärt hatte, sei »zunächst« nicht constatirbar.

Unannehmbar ist auch folgende gegen mich gerichtete Stelle, soweit sie deren Schluss betrifft (in der genannten Abhandlung S. 159 aus einem Programm citirt): »Nach *R.'s* Angaben (1874) reicht in der unbebrüteten Keimscheibe die Embryonalanlage bis an den Rand. Es erscheint dies nach Analogie der Knochen- und Haifischkeime, sowie aus anderen, bald näher zu besprechenden Gründen nicht unwahrscheinlich: immerhin ist zu beachten, dass im Gegensatz zum Haifischkeime die Flächenbetrachtung der isolirten Keimscheibe keine entscheidende Anschauung dafür ergibt. Den Primitivstreifen sieht man zu keiner Zeit bis zum hinteren Ende der Keimscheibe reichen: auch da, wo er die Area pellucida überschreitet, geschieht dies stets nur auf kurze Strecken. *R.* selbst bespricht die Beobachtungen nicht, die ihn zu seiner Angabe veranlasst haben, und es ist möglich, dass letztere zunächst auf einem Analogieschluss beruht«.

---

1) Dieser sowie mehrere andere kurze Berichte sind nicht vorläufige Mittheilungen im gewöhnlichen Sinne, sondern sämmtlich Sitzungsberichte über in der naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig gehaltene Vorträge. Der von *His* hieran geknüpfte Tadel richtet sich damit von selbst.

2) Morphologisches Jahrbuch Bd. II, Taf. XXXVIII Fig. 12 u. 13.

Für geradezu unwürdig muss ich weiterhin folgende mir gemachte Unterstellung betrachten (S. 157): »Der Gedanke longitudinaler Körperverwachsung erscheint bei *R.* zum ersten Male in einem im Januar dieses Jahres (1877) gehaltenen Vortrage« (Nervencentra der Gliederthiere und Wirbelthiere: Leipziger Sitzungsberichte 1877). Welchen Antheil *W. His* an der Erkennung longitudinaler Körperverwachsung der Knochenfische und Haie habe, geht aus dem Früheren zur Genüge hervor und ergibt sich hieraus, dass partielle longitudinale Körperverwachsung bei Knochenfischen und Haien schon von den Vorgängern von *His* constatirt worden ist. Was aber die übrigen Wirbelthiere betrifft, so hat *H.* hierüber keine Angaben gemacht und steht es für einmal Jedem frei, weiter zu gehen, als *H.* gegangen ist: andrerseits ist es irrthümlich, behaupten zu wollen, erst im Jahre 1877 habe ich ähnliche Gedanken bezüglich aller Wirbelthiere entwickelt. Aus dem Jahre 1876 stammt meine Abhandlung »Primitivrinne und Urmund« welche für alle Wirbelthiere das Prinzip entwickelt, Urmund und Primitivrinne einerseits, Randwulst und Primitivstreifen andrerseits in genetische Beziehungen zu setzen; eine solche Entwicklungsweise nannte ich zu gleicher Zeit eine »stomatogene«[1]. *W. His*, der für seine Gastrulakenntniss vom Jahr 1867 u. s. w. Glauben beansprucht, geht so weit, Zweifel anzuregen, von welchem Monat des Jahres 1876 meine Abhandlung stamme: als ob das nicht ganz gleichgültig wäre. Sie trägt das Datum der Einsendung, des Monates August und ich möchte fast *W. His* auffordern, bei der Redaction des morphologischen Jahrbuchs sich die bezügliche Kenntniss zu verschaffen und das Resultat ehestens im Archiv für Anatomie und Physiologie zu veröffentlichen. Nun habe ich aber überdies in der genannten Abhandlung nicht zum ersten Mal jene genetische Beziehung ausgesprochen (es wird später noch ausführlich über alle diese Verhältnisse die Rede sein), sondern schon in meiner im Frühjahr 1876 erschienenen Schrift »Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan«[2]. Aber nicht genug: schon in einem Vortrage vom Februar 1876 »Ueber die erste Entwicklung der Vögel und die Bedeutung der Primitivrinne«[3] ist jene genetische Beziehung klar gelegt und ich sehe mich veranlasst, die betreffende Stelle in extenso hier wiederzugeben:

---

1) Morphologisches Jahrbuch Bd. II; Seite 568 bis 574.

2) Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan: Leipzig. W. Engelmann. 1876. Seite 17, Bemerkung und Ergebnisse.

3) Sitzungsberichte der naturf. Ges. zu Leipzig 1876, Januar bis März.

»Von den Vögeln ist es bekannt, dass die Axenplatte und die ihrer Bildung nachfolgende Primitivrinne, ebenso und noch viel ausgesprochener, die erste Embryonalanlage der Knochenfische im peripherischen Bezirk der gesammten Keimscheibe liege und von hier aus wachse. Eine Einsicht in den Sinn dieser merkwürdigen Wahl des Platzes scheint indessen von keinem Embryologen erstrebt worden zu sein. Man begnügt sich aufzustellen, dass eben an diesem Orte eine Zellvermehrung oder nach diesem Ort hin eine Zellverschiebung stattfinde und dass in Folge dessen auch eine Furche auftreten müsse, die Primitivrinne und späterhin die Medullarrinne. Diese Auslegung ist aber natürlich nur eine Paraphrase und nichts weniger als eine Erklärung. Hier ist nun eine Stelle, an welcher die Gewalt des phylogenetischen Principes sehr eindringlich an das Licht tritt. Bei Amphioxus und vielen Wirbellosen wurde von *Kowalevsky* nachgewiesen, dass die Medullarrinne eine Fortsetzung der Entodermeinstülpung auf den Rücken der Keimblase und des Embryo sei. Wir sehen demnach die Rückenfurche in directer Verbindung mit der Umrandung der Einstülpung, mit dem Urmund. Dasselbe Verhältniss hob er hervor bei dem Frosche, bei dem Stör. Aber auch bei den Knochenfischen und Vögeln muss die Umrandung der Keimscheibe als der Urmund einer invaginirten Blase betrachtet werden, deren beide Blätter die Keimscheibe darstellen. Und so fällt denn sofort ein helles Licht auf die Bedeutung der Primitivrinne und den Ort der ersten Embryonalanlage in der Peripherie der Keimscheibe. Die Primitivrinne, Medullarrinne, Rückenfurche u. s. w. ist nichts anderes, als die Fortsetzung der Entoderminvagination auf den embryonalen Rücken und beginnt deshalb randwärts. Die Primitivrinne ist, wie wohl transitorisch, das wichtigste Gebilde der ersten Embryonalanlage«.

Diesen Bericht hatte nun *W. His* bereits zur Hand, als er seine »Neuen Untersuchungen« und ebenso seinen früher erwähnten Aufsatz über Haifisch-Embryonen schrieb. Denn in beiden Aufsätzen finden sich die beiden letzten Sätze des soeben wiedergegebenen Citates; aber diese beiden Sätze werden daselbst, als ob ihnen gar keine weitere Erklärung vorangingе, von *W. His* hartnäckig als zu lakonisch und unverständlich erklärt. Mein Aufsatz Primitivrinne und Urmund, der die näheren Belege und Erläuterungen gibt und sich auf den genannten Bericht sowohl wie auf *Kowalevsky's* betreffende Angaben, die darin vollständig citirt werden, bezieht, wird zu verläumden gesucht. Derartigen Umtrieben und Verdrehungen gegenüber ist das Recht nachdrücklich zu wahren und weiterhin über dieselben hinwegzugehen. Meine Anschau-

ungen von wissenschaftlicher Würde und dem Werthe wissenschaftlicher Discussion stehen aber von denjenigen meines Gegners sehr viel weiter ab, als *W. His* anzunehmen geneigt sein möchte.

Wie von den übrigen Wirbelthieren eine Beschreibung der für unseren Zweck wichtigsten Entwicklungsstufen vorauszuschicken war, um das gesammte für die Beurtheilung in Betracht kommende thatsächliche Material in Bereitschaft zu haben, so ist diese Aufgabe noch für das Hühnchen zu erfüllen übrig. Die untere Grenze, von welcher aus die Betrachtung aufzunehmen ist, bestimmt sich durch die nächste Vorstufe des Primitivstreifens; die obere Grenze ist gekennzeichnet durch die beginnende Erhebung der Medullarplatten zum Schluss des Nervenrohrs. Die Gastrula des Hühnchens ist schon im frischgelegten, befruchteten Ei ausgebildet, welches auch bereits die entodermale Lunula, als eine mit den Zellenmassen des Randwulstes direct zusammenhängende, mehrschichtige Lage des primären Entoderm, in der hinteren Hälfte der Area lucida enthält; nach vorn läuft dieselbe in eine dünne, meist netzförmig durchbrochene Lage aus, um ihrerseits gleichfalls in den Randwulst überzugehen. Die ganze Keimscheibe hat schwach elliptische Form. Doch erst der Keim des mehrstündig bebrüteten Eies ist es, welcher genauer in das Auge zu fassen ist. Ich stütze mich in der folgenden, gedrängten Darstellung wesentlich auf meine in den genannten Abhandlungen niedergelegten Erfahrungen. Aus einer seitdem ausgeführten speciellen Untersuchung des Mesoderm[1]) sind nur wenige in das Bereich fallende Sätze aufzunehmen.

Eier, welche 4 — 6stündiger Bebrütung ausgesetzt worden sind, zeigen die Lunula des Entoderm in einem nicht etwa rückgängigen, sondern in einem weiter fortgebildeten Stadium begriffen. Ihre Flächendimensionen haben sich im Zusammenhang mit der geringen Flächenvergrösserung der ganzen Keimscheibe nur wenig, und zwar etwas nach vorwärts, vergrössert. Auch ihre Lage und ihr Zusammenhang mit den übrigen Theilen der Keimscheibe sind dieselben geblieben. Ein Blick auf S. 37 stehende, bei durchfallendem Licht gezeichnete Figur 24 verdeutlicht diese Verhältnisse. *r* bezeichnet den Randwulst, als ein die Peripherie der Area lucida (*l* + *al*) umsäumendes,

---

1) Einen kurzen Bericht (über den Ursprung des Blutes und der Bindesubstanzen) aus einem in der naturf. Ges. zu Leipzig gehaltenen Vortrag geben die betr. Sitzungsberichte, Juni 1877.

dickes Zellenlager des Entoderm; von dessen hinterer Peripherie geht die Lunula (*l*) aus, sich nach vorn erstreckend; sie wird vorn und seitlich umsäumt vom dünneren Theil der Area lucida, welchen man als compensatorisches Stück zur Lunula mit dem Namen Antilunula (*al*) bezeichnen kann. Beide Abtheilungen der Area lucida, die Lunula und Antilunula stehen hinsichtlich ihrer Grösse während der ganzen Dauer ihres Bestehens in einem gewissen Gegensatz zu einander: mit der allmäligen Vergrösserung der Lunula verkleinert sich das Gebiet der Antilunula und geschieht die Verkleinerung dadurch, dass die Lücken des Zellennetzes von hinten nach vorwärts und seitlich nach und nach sich ausfüllen. Der Uebergang der einen in die andere geschieht immer ganz allmälig. Ein vorderer und seitlicher dünnerer Saum umgibt die Lunula indessen während der ganzen Zeit ihres Bestehens, so dass beide Abtheilungen gleiche Dauer ihrer Existenz besitzen, bis andere Bildungen aus ihnen hervorgehen und den Platz beherrschen. Wenn man unter dem Namen Randwulst den verdickten Ring des Entoderm bezeichnet, so ist Randwulst und Area opaca nicht dasselbe, indem die Area opaca sowohl den Randwulst als das ihm aufliegende Ectoderm umfasst. Die Area opaca stellt den Keimring dar.

Zerlegt man Keimscheiben dieser Ausbildungsstufe in Querschnitte, um sich über die Zusammensetzung und den Zusammenhang der einzelnen Abtheilungen zu unterrichten, besonders auch, um zuzusehen, ob etwa im Bereich der Lunula nunmehr ein Axentheil in irgend einer Weise gegenüber den Seitentheilen ausgeprägt sei, so ergibt sich, dass ein solcher Axentheil noch in keiner Weise sich ausgebildet hat, sondern dass zunächst das Ectoderm ohne Verdickung platt über das Entoderm hinwegstreicht, von welchem es durch einen feinen Spalt getrennt ist. Die Wichtigkeit, welche man früherhin einem von Anfang an vorhandenen dichteren Zusammenhang der beiden primären Keimblätter in der späteren Längsaxe des Embryo beilegen zu müssen glaubte, fällt hiermit zusammen und erledigt sich von selbst. S. Fig. 23.

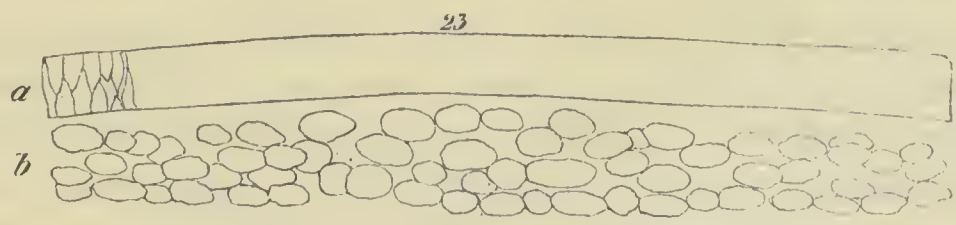

Fig. 23. Mittlerer Theil eines Querschnittes durch die Lunula von 6 Stunden Bebrütung. $^{180}/_{1}$.
a) Ectoderm. *b*) Primäres Entoderm.

Querschnitte durch die Antilunula lassen ein dünnes, stellenweise noch durchbrochenes Entoderm sehen; solche durch die Mitte der Lu-

nula zeigen ein Entoderm, welches mittelwärts aus einer gedrängten Schicht von 3 bis 4 Zellen Mächtigkeit besteht und seitwärts ganz allmälig in eine zwei bis drei- oder zweischichtige, plötzlich in den Randwulst übergehende Lage sich verdünnt. Alle diese Zellen des primären Entoderm sind übereinstimmend beschaffen, von ovaler Form und zeichnet sich insbesondere die unterste Lage in nichts von der darüber liegenden aus. Diese wie jene liegen mit ihrem längeren Durchmesser parallel den Flächen der Keimscheibe, senkrecht zum Längsdurchmesser der pyramidalen Zellen des dichter gewebten, glattbegrenzten, zwei bis dreischichtigen Ectoderm. Die beschriebenen Querschnitte sind abgebildet im morphologischen Jahrbuch Bd. II, Taf. XXXVII.

Mit 9stündiger Bebrütung endlich pflegt sich das Bild der Embryonalanlage in entschiedener Weise geändert zu haben. In der inzwischen vergrösserten Keimscheibe tritt der Primitivstreifen auf, als ein im frischen Zustand schmales weisses Feld die Area lucida von einer Randstelle aus bis in die Nähe ihres Centrums durchziehend, ohne letzteres anfänglich zu erreichen.

An gehärteten Keimscheiben und auf dem Flächenbild untersucht erscheint der Primitivstreifen bei schief auffallendem Licht als ein leicht über die Keimscheibenfläche sich vorwölbender, geradlinig verlaufender Längswulst, dessen vorderes Ende steiler oder stumpfer abgerundet ist. Die Breite des Streifens bleibt in seiner ganzen Länge annähernd dieselbe, mit Ausnahme des hinteren Endes, welches an Breite zusehends gewinnt, sich dabei abflacht und in dieser Weise den Randwulstbezirk der Keimscheibe nicht allein berührt, sondern, wie Querschnitte ergeben, noch eine Strecke weit in diesen hinein sich fortsetzt. Oefters gewinnt es den Anschein an dem bei auffallendem Licht untersuchten Primitivstreifen, als laufe derselbe mit seinem hinteren Ende in zwei, mittelwärts übrigens zusammenhängende Schenkel aus, welche sich jederseits an den vorbeistreichenden inneren Randwulstbogen anlegen. Für letzteres Verhalten gibt die Berücksichtigung von Querschnitten die genügende Erklärung, indem die Seitentheile des Primitivstreifens alsdann abwärts verdickt erscheinen, ohne dass eine Primitivrinne bereits vorhanden wäre. Die Zellen des gesammten, das Vorderende des Primitivstreifens umgebenden Feldes der Area lucida pflegen sowohl jetzt als auch bei weiter fortgeschrittener Entwicklung eine deutlich ausgesprochene, radienförmige Gruppirung zu zeigen.

Bei derselben Betrachtungsweise der Unterfläche der Keimscheibe (mit auffallendem Licht) erscheint der Primitivstreifen gleich-

falls als Längswulst und zwar deutlicher ausgesprochen als bei dorsaler Ansicht.

Bei durchfallendem Licht, am aufgehellten, ausgeschnittenen Präparat wird der Primitivstreifen als eine hinten sich verbreiternde und in convexem Bogen abschliessende dunklere, dichtere Platte wahrgenommen.

Ist einmal der Primitivstreifen gebildet, so folgt unmittelbar darauf die Bildung der Primitivrinne. Sie durchzieht den Primitivstreifen anfänglich als leichte Furche, einen grösseren Abschnitt seines hinteren, einen kleineren seines vorderen Endes freilassend. Nach vorn sah ich sie öfter abgeschlossen wie durch eine leichte Querfurche, in deren Mitte sie einlief. Der vor dem Vorderrand der Primitivrinne liegende vorderste Theil des Primitivstreifens, sein »vorderer Schlussbogen« ist die erste Spur und die Basis eines allmälig in grösserer Länge auftretenden Fortsatzes, des »Kopffortsatzes« des Primitivstreifens. Man vergleiche beistehende Figur 25. S. Morph. Jahrb. Bd. II, Taf. XXXVIII.

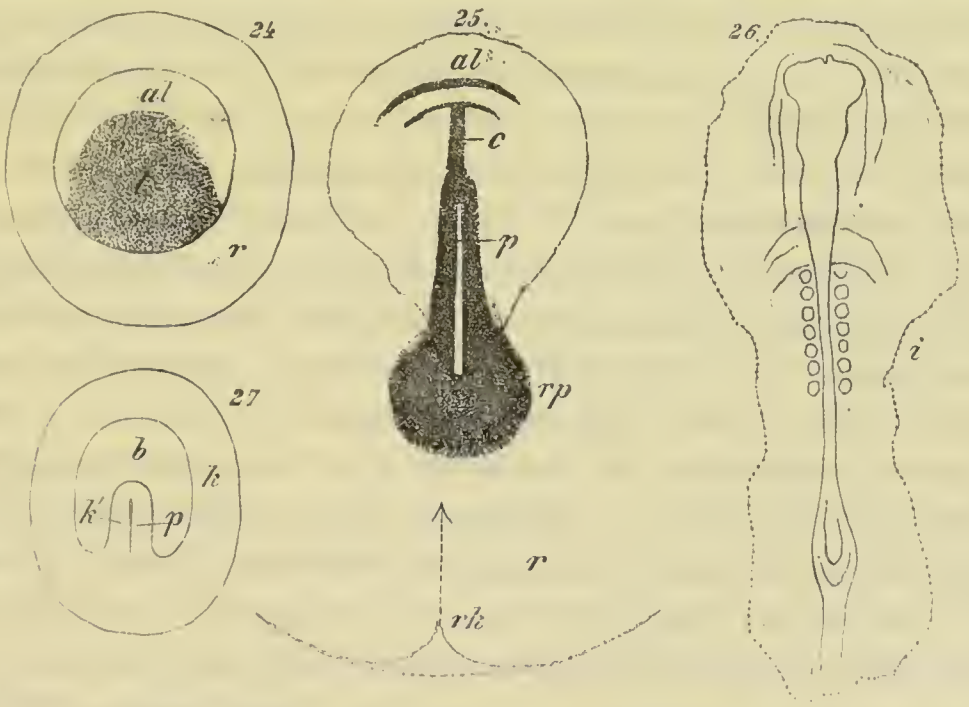

Fig. 24. Keimscheibe des Hühnchens von 6 Stunden. $^6/_1$.
Fig. 25. Area lucida einer Keimscheibe von 15 Stunden, mit dem hinteren Theil des Keimrings. $^{12}/_1$.
Fig. 26. Area lucida einer Keimscheibe von 36 Stunden. $^{14}/_1$. In allen Figuren bedeutet *r* Keimring; *rk* Randkerbe. Der Pfeil deutet die Beziehung zur Primitivrinne an. *rp* Randplatte des Primitivstreifens. Die Grenze der Area lucida ist punktirt, letztere nach hinten einen Zuwachs erhaltend. *p* Primitivrinne mit den Seitentheilen des Primitivstreifens; *c* Kopffortsatz des Primitivstreifens, nach vorn an Falten grenzend; *al* Antilunula der Area lucida; *l* Lunula derselben; *i* eingeschnürte Stelle der sanduhrförmigen Area lucida.
Fig. 27. Schema des Hühnchens. *b* Blastoderm; *p* Primitivrinne; *k* Keimstreifen = Keimring (Randwulst mit Ectodermtheil); *k'* Keimstreifen der Embryonalanlage.

Aber nicht blos diese vordere Längenzunahme des Primitivstreifens, deren Ursache noch zu besprechen sein wird, ist auffallend; viel bedeutender und über eine viel grössere Zeit sich ausdehnend ist

die Verlängerung des Primitivstreifens und der Primitivrinne nach hinten. An dieser Verlängerung hat natürlich das intussusceptionelle Wachsthum des Primitivstreifens einen gewissen Theil. Von weit grösserem Belang aber ist das von mir sogenannte associative Wachsthum des Primitivstreifens, darin bestehend, dass von hinten her immer neue Bezirke der Keimscheibe dem Primitivstreifen sich anfügen, so dass der letztere sich schliesslich über ein weit grösseres Gebiet erstreckt als anfänglich. Unter associativem Wachsthum (Association) verstehe ich demgemäss das Eintreten neuer Gebiete in die Genossenschaft des Primitivstreifens.

Dies Verhältniss zeigt sich schon an Flächenbildern mit grosser Deutlichkeit. An Keimscheiben von sechsstündiger Bebrütung (Fig. 24) grenzt der hintere Rand der Lunula an den zu dieser Zeit noch vollkommen ringförmigen Randwulstbogen. Bis jetzt lässt noch nichts erkennen, dass ein Theil der Embryonalanlage schon jetzt im Randwulstbezirk enthalten sei, wie es sich doch bei Berücksichtigung folgender Stadien mit Nothwendigkeit ergibt. Denn mit der Bildung des Primitivstreifens entwickelt sich aus den anstossenden Theilen des Randwulstes die von mir sogenannte Randplatte des Primitivstreifens, d. i. derjenige Theil des Primitivstreifens, welcher das Randwulstgebiet einnimmt und aus dessen Ectoderm und Entoderm sich gebildet hat; alsbald aber öffnet sich auch die bisher ringförmige innere Randwulstlinie in der hinteren Fortsetzung der Längsaxe des Primitivstreifens; die hier gelegenen Zellenmassen des Entoderm weichen zu beiden Seiten auseinander und es entsteht auf diese Weise ein hinterer Anhang der Area lucida, dessen abgerundete Spitze nach rückwärts gerichtet ist, dessen Seitenränder mit denen der Area lucida zusammenhängen und in dieselben fortlaufen. Hierdurch gelangt zugleich ein Theil der Randplatte des Primitivstreifens in die Area lucida hinein, von einer Länge, welche der Länge des hinteren Anhangs der Area lucida entspricht. Der hinterste Theil der Randplatte liegt dagegen immer noch im Bereich der Area opaca. Man vergleiche in dieser Beziehung Fig. 25. Es bezeichnet *al*, wie früher in Fig. 24, die Antilunula, *c* den Kopffortsatz des Primitivstreifens, *p* die Primitivrinne, in der Axe des Primitivstreifens gelegen. Dessen hinteres, verbreitertes Ende ist die Randplatte des Primitivstreifens. Ein Theil der Randplatte liegt bereits in der nach rückwärts birnförmig erweiterten Area lucida; *r* ist Keimring.

Bevor man nun gewisse Besonderheiten in das Auge fasst, ist es zweckmässig, sofort ein weiter entwickeltes Hühnchen in das Auge zu fassen. Fig. 26 zeigt (wie Fig. 25 zwölfmal vergrössert) ein Hühnchen

von 36 Brütstunden: die gesammte Area opaca ist als zu ausgedehnt weggelassen und allein die Area lucida mit ihrem Inhalt sichtbar. Aber beachten wir zunächst die Grenzlinien der Area lucida und beziehen dieselben auf Fig. 25, so erkennen wir auf das Deutlichste noch die frühere Grenze der Area lucida an der Einschnürungsstelle *i*. Das grosse, hinter *i* gelegene Gebiet der Area lucida (das Secundärgebiet derselben könnte man es nennen), ist jetzt an die Stelle des kleinen hinteren Anhangs der Area lucida der Fig. 25 getreten; aber keineswegs wesentlich durch eigenes Wachsthum dieses Anhangs, sondern dadurch, dass derselbe Process, welcher jenen hinteren Anhang der Area lucida in Fig. 25 erzeugte, immer weiter rückwärts und seitlich greift und auf diese Weise eine neue Strecke der primären Area lucida von rückwärts anfügte, die an Ausdehnung das primäre Gebiet nahezu erreicht. Fig. 25 und 26 sind mit ihren vorderen Enden, wie es sich gehört, in eine Linie gestellt, so dass die hintere Verlängerung der Area lucida zweifellos zu Tage tritt.

Aber nicht blos die Area lucida verlängerte sich, auf eine gleich näher zu betrachtende Weise, sondern in ähnlicher Ausdehnung auch der Primitivstreifen, indem an seine Randplatte sich von hinten her neue Strecken anschlossen, ohne dass dabei eine Verlängerung durch Intussusception vollständig ausgeschlossen wäre[1]). Während nun früher der hintere Theil der Randplatte noch in der Area opaca lag, ist in Fig. 26 der Embryo durch die fortschreitende und zuletzt überholende Verlängerung der Area lucida jetzt in das Bereich der letzteren getreten und nur seine hintersten Ausläufer deuten noch auf seine frühere Randstellung hin. Zugleich wird deutlich, dass der Primitivstreifen der Area lucida, vor der Ausbildung des Kopffortsatzes, nur die Anlage des Hinterkopfes und Oberhalses (5—7 Urwirbel) abgrenze. Diese Lunula und der Primitivstreifen der Area lucida ist darum als »vordere Embryonalanlage« zu bezeichnen und ihr die hintere Embryonalanlage als ein erst allmälig sich abgrenzendes Gebiet gegenüberzustellen.

---

1) Abmessungen auf der Keimscheibe früher Stadien haben wegen mangelnder scharfer Grenzlinien der zu messenden Gebiete wenig Verlockendes. Ein associatives Wachsthum der Embryonalanlage nach rückwärts durch Messung erst nachweisen wollen, hiesse Eulen nach Athen tragen.

W. His scheint anzunehmen, dass Ausziehung das Meiste an der Verlängerung bewirke und glaubt in der Verdünnung des Ectoderm hierfür die Stütze zu finden. Aber rückwärts gelegene, später in den Primitivstreifen eintretende Strecken des Ectoderm sind schon von Hause aus dünn und bedürfen nicht mehr des Ausziehens.

Wie mit dem Primitivstreifen, verhält es sich bei zunehmender Entwicklung mit der Primitivrinne, ausgenommen im Kopffortsatz des Primitivstreifens, der höchstens schwache Andeutungen einer Rinne in seinen hinteren Theilen hier und da erkennen lässt. Auch sie verlängert sich nach rückwärts mit dem Uebergreifen des Primitivstreifens auf hintere Keimscheibentheile, tritt selbst auf die Randplatte über und tritt mit ihm endlich wieder in die Area lucida ein. An das Randwulstgebiet anstossend, findet man sie auf gelungenen Präparaten bekanntlich selbst noch bei Embryonen vom dritten Brüttage.

Die wechselnde Tiefe der Primitivrinne kann nur an Querschnitten nachgewiesen werden. Ihr hinterer Abschnitt weicht nicht selten etwas zur Seite aus und zeigt auch häufig mehr oder weniger zahlreiche zickzackförmige Biegungen. Sie wird nach rückwärts allmälig seichter und breiter; mehreremal sah ich sie in einer auf dem Randwulstgebiet liegenden flachen und runden muldenförmigen Vertiefung endigen. Bis zum äussersten Saum der Keimscheibe konnte sie in keinem Falle verfolgt werden, sondern sie verliert sich je nach der Ausbreitung der Keimscheibe von deren Saum wenig oder weiter entfernt. Auf eine merkwürdige, wenn auch selten vorkommende Einkerbung des Keimscheibenrandes hat schon *Pander* [1]) aufmerksam gemacht und zwei Abbildungen derselben gegeben. Sie befindet sich dort, wo die in Gedanken nach hinten fortgesetzte Primitivrinne den Keimscheibenrand schneidet und ist dementsprechend von mir als Randkerbe bezeichnet und abgebildet worden. Sie stellt das ideale hintere Ende der Primitivrinne vor und stimmt ihre Existenz vortrefflich zu der von mir vorgetragenen Ansicht über die Bedeutung der Primitivrinne.

Im Vorausgehenden wurde der Primitivstreifen nur an Flächenbildern untersucht, wodurch über seine innere Beschaffenheit nichts zu erfahren war. Es ist darum Zeit, uns auch der Berücksichtigung von Schnitten zu bedienen. Was ist der Primitivstreifen, von welchem Keimblatte geht seine Bildung aus, welche Leistung kommt ihm zu, dies sind die Fragen, welche zunächst sich geltend machen. Alsdann bleibt zu untersuchen, auf welche Weise die Verlängerung der Area lucida nach rückwärts hervorgebracht werde.

In dieser Beziehung stelle ich den Satz voran, der Primitivstreifen als Verdickung ist das zu beiden Seiten der longitudinalen Körperaxe sich anlegende Mesoderm. Es ist klar, dass die beiden wesentlichsten Blätter, Ectoderm und Entoderm, überall auch da vorhanden sind,

1) Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. 1817. Tafel I Fig. 3, 4.

wo ein Mesoderm nicht sichtbar ist, und dass der Primitivstreifen nichts anderes als den Ort der Mesodermanlage bezeichne, über die Ausdehnung der späteren Embryonalanlage selbst aber nichts aussage, sei es in longitudinaler, sei es in querer Richtung: Embryonalanlage und Mesodermanlage sind nicht miteinander zu verwechseln. Erstere kann Strecken überspannen, die weit jenseits der anfänglichen Mesodermanlage des Primitivstreifens hinausreichen: die Mesodermanlage kann sich zurückziehen zwischen Ectoderm und Entoderm, sie kann sich andrerseits zwischen ihnen weiter peripheriewärts hinausschieben, als die Embryonalanlage reicht und thut es auch späterhin.

In der Nichtbeachtung dieser Bedeutung und Leistung des Primitivstreifens, der als solcher, als Verdickung gar nicht vorhanden wäre ohne die Mesodermanlage, ist es zumeist begründet, dass so seltsame Hypothesen über das Wachsthum der Embryonalanlage aus dem »Primitivstreifen« aufgestellt werden konnten, wie sie zu Beginn dieses Abschnittes über das Hühnchen mitgetheilt worden sind.

Diese Mesodermanlage nun ist mit der Ausbildung der Primitivrinne, zu deren Seiten die Zellenmassen des Primitivstreifens liegen, als bilateralsymmetrische Anlage erkennbar; rückwärts, im Gebiet der Randplatte des Primitivstreifens, häufig schon ohne Gegenwart der Primitivrinne, worauf bereits bei Betrachtung der Flächenbilder hingewiesen wurde. Man erhält nämlich öfters Bilder, welche zeigen, dass der Primitivstreifen rückwärts wie in 2 symmetrische Schenkel auslaufe; herrührend von seitlicher Anhäufung der Zellenmassen des Primitivstreifens um die Längsaxe.

Die Frage, woher diese Zellenmassen des Primitivstreifens stammen, hat von jeher die Beobachter vielfach beschäftigt und dennoch sehr verschiedene Lösungen erfahren, wie gleichfalls bereits erwähnt worden ist. Dass sie schwierig mit Sicherheit zu entscheiden sei, hat Jeder erfahren, der sich damit beschäftigte. Es handelt sich vor Allem darum, sich über die Gründe klar zu werden, welche es gestatten, diese Anlage entweder dem einen oder dem andern primären Blatt zuzuschreiben. Hier ist zu betonen, dass man auf eine secundäre innige Verbindung des Ectoderm mit dem übrigen Theil des Primitivstreifens vielfach ein Gewicht gelegt hat, welches dieser Verbindung nicht zukommt; dass man die secundäre Verbindung als eine primäre Erscheinung aufgefasst hat, und dementsprechend den Ursprung des Mesoderm auf das Ectoderm verlegte. So gelangte auch ich früher dazu, Entoderm und Ectoderm das Mesoderm bilden zu lassen, indem ich übrigens ausdrücklich diese Angabe als keine abschliessende bezeichnete.

Aufschluss gewährt die Untersuchung der Vorstufen des Primitivstreifens an Schnittreihen und verweise ich auf die über dieselben oben gegebenen Mittheilungen. Wir fanden daselbst im Bereiche der Lunula das primäre Entoderm als eine 3—4schichtige, seitlich sich etwas verschmächtigende Zellenlage und ist an jener Stelle auch auf die bezüglichen Figuren hingewiesen worden. Mit weiterer Ausbildung schieben sich nun von beiden Seiten her die oberen Zellenlagen des primären Entoderm gegen die Längsaxe zusammen und bilden hier einen medianen, durch die alsbald folgende Primitivrinne bilateralen Zellenstrang, die Mesodermanlage. Das unter diesem Zellenstrang liegende secundäre Entoderm ist zu dieser Zeit noch nicht abgegrenzt von der darüber liegenden Zellenanhäufung. Was die Beziehung des Ectoderm zu diesem bilateralen Zellenstrange betrifft, so besitze ich gegenwärtig Schnitte aus den ersten Stadien der Primitivstreifenbildung, in welchen selbst aus dem Gebiete der Längsmitte das Ectoderm glatt über den Zellenstrang hinwegstreicht, ohne verdickt, ohne verdünnt zu sein; vom vordersten und hintersten Theil des Primitivstreifens stammende Schnitte zeigen ohnedies beständig das Ectoderm ohne innere Verbindung mit dem Zellenstrang.

Darauf, wenn die Primitivrinne und später auch der Kopffortsatz zur Ausbildung gelangt sind, ist das Verhältniss der Blätter folgendes: Am Kopffortsatz folgt das Mesoderm dem Entoderm, welche dicht mit einander verbunden sind. Längs der Primitivrinne erfolgt eine innige Vereinigung des Ectoderm mit dem mesodermalen Zellenstrang, es verlieren sich die scharfen Grenzen des Ectoderm gegen die unteren Zellenlagen, die Radiärstellung der Ectodermzellen um die Primitivrinne greift auf die nächst unterwärts liegenden Zellenreihen nicht selten über. Das secundäre Entoderm sondert sich im Bereich des Primitivstreifens als einzellige Schicht früher oder später von der gesammten Zellenmasse. Hinter der Primitivrinne folgt das Mesoderm weder allein dem Ectoderm noch allein dem Entoderm, sondern liegt breiter oder schmäler dicht zwischen beiden in der Mitte, ohne dass ein leerer Zwischenraum vorhanden wäre und in der Weise, dass alle drei Lagen deutlich von einander abgegrenzt sind.

Ob nun im Bereich der Primitivrinne ectodermale Elemente dem Mesoderm oder mesodermale Elemente dem Ectoderm zugeführt werden, lässt sich als Beobachtungsresultat nicht entscheiden. Es ist vielleicht jene innige Verbindung, die dem Kopftheil abgeht, eine rein mechanische Erscheinung und treten späterhin die ursprünglichen Lagebe-

ziehungen und Grenzen wieder auf. Eine theilweise Beimischung ectodermaler Elemente zum Mesoderm würde ich erst dann als vorhanden erachten, wenn bei nahestehenden, leichter zu untersuchenden Thieren eine solche Mischung direct und klar beobachtet wäre.

Der Primitivstreifen ist, um es mit einem erst später deutlich werdenden Ausdruck zu bezeichnen, ein Conjunctionsphänomen. Desgleichen die Primitivrinne und Randkerbe. Ob dabei eine active oder passive centripetale Verschiebung der oberen Zellenreihen des primären Entoderm stattfinde, ist schwer zu sagen, aus vergleichenden Gründen ist es wahrscheinlicher, dass eine passive vorliege, nicht actives Wandern der Zellen die Erscheinung verursache.

Welches aber ist der Bildungsmodus des Kopffortsatzes des Primitivstreifens? Ist er, gleich den übrigen Theilen des letzteren, ebenfalls eine conjunctive Erscheinung und das Ergebniss einer Zellenverschiebung von den Seiten zur Längsaxe, oder das Ergebniss einer nach vorn sich ausdehnenden Wucherung aus dem früheren Kopfende, dem Schlussbogen des Primitivstreifens? Man könnte geneigt sein, für den Kopffortsatz keine besondere Bildungsweise gegenüber dem übrigen Primitivstreifen anzunehmen. Das spätere Auftreten am Vordertheil des Primitivstreifens würde dieser Annahme nicht hemmend in den Weg treten. Doch auch die andre Ansicht ist schwer zu bestreiten.

Was ferner die Entwicklungsweise der Randplatte des Primitivstreifens betrifft, so entstehen die sie ausbildenden, häufig von Anfang an deutlich bilateralen mesodermalen Zellenanhäufungen einfach durch Abspaltung, durch Differenzirung aus dem primären Entoderm des Randwulstes, ganz ebenso wie ja auch der übrige Theil des Mesoderm durch Sonderung und Verschiebung aus dem primären Entoderm, der Lunula entstanden ist. Eine von den Seiten nach der Medianaxe gerichtete Verschiebung des Mesoderm der Randplatte kann aber bei der Dicke des Randwulstes viel schwieriger erfolgen, als im Bereich der Lunula: in Folge dessen sehen wir das Mesoderm der Randplatte und demgemäss überhaupt die Randplatte des Primitivstreifens in Form einer breiteren, mit abgerundeten Rändern versehenen Substanzplatte auftreten. Sowie aber allmälig die Area lucida nach hinten sich erweitert, macht sich das conjunctive Moment auch hier geltend und die in die Area lucida eintretenden Strecken des Primitivstreifens verlieren an ihrer ehemaligen Breite, während sie an Dicke eine gewisse Zeit lang zunehmen.

Auf welche Zeit hinaus eine Differenzirung von Randwulstzellen (der gesammte Randwulst ist ja primäre untere Keimschicht) in Me-

soderm und secundäres Entoderm stattfinde, ist eine bisher noch nicht gestellte Frage. Man könnte sich etwa vorstellen, diese Sonderung greife peripheriewärts immer weiter im Gesammtgebiet des Randwulstes. Doch stehen dieser Annahme directe Beobachtungsergebnisse gegenüber, insofern schon sehr frühzeitig alles peripherische Mesoderm als directe Wucherung des im Primitivstreifen angelegten Mesoderm erscheint, sowie etwa noch der spärlichen Zellen, welche hier und da das secundäre Entoderm noch decken. Mit anderen Worten, die Sonderungsfähigkeit des primären Entoderm (Randwulst eingeschlossen) in Mesoderm und secundäres Entoderm dauert beim Hühnchen nur kurze Zeit und erlischt alsdann. Sowohl von dem Mesoderm des Primitivstreifens der Area lucida, als auch von dem in der Randplatte eine gewisse, verhältnissmässig zur gesammten Embryonalentwicklung sehr kurze Zeit hindurch aus dem primären Entoderm differenzirten Mesoderm beginnt darauf jene merkwürdige und bedeutende Wucherung und jenes centrifugale Vordringen desselben zwischen die beiden andern Blätter, welches zuerst mit voller Bestimmtheit von *Kölliker* gesehen und beschrieben worden ist.

Als eine seltsame und nur vergleichend entwicklungsgeschichtlich verständliche Erscheinung fällt dabei auf, dass zusammenfallend mit der Sonderung des primären Entoderm in secundäres Entoderm und Mesoderm zunächst eine centripetale Verschiebung nach der zukünftigen Längsaxe stattzufinden hat, wie sie insbesondere im Bereich der Lunula sich geltend macht, und dass erst auf diese hin jenes grosse und ausgedehnte centrifugale Vordringen des Mesoderm zwischen den beiden übrigen Blättern hindurch sich vollzieht. Die Anhänger der Annahme einer Mischung ectodermaler mit mesodermalen Elementen werden nicht verfehlen, in jener centripetalen Verschiebung den Zweck jener genannten Mischung zu erblicken. Indessen ist eine solche Annahme keine Nothwendigkeit, wie sich noch deutlicher ergeben wird.

Werfen wir nach dieser Schilderung der Herkunft des Mesoderm einen Blick auf die von ihm abstammenden Organe, so ist es nur die Frage über den Ursprung des Blutes und der Bindesubstanzen, die hier berührt werden soll. Blut und Bindesubstanzen stammen aus dem Mesoderm, nicht aus dem weissen Dotter; alle Gewebe sind von einem Hauptkeime abzuleiten, ein Nebenkeim (*W. His*) existirt nicht. Zur Hypothese des Nebenkeims gelangte *W. His* nur durch Verkennung des Randwulstes, des gewaltigsten Keimtheils, den er für weissen Dotter gehalten; letzteren gab er darum als gewebebildend aus.

Das Blut, ein Organ, welches wie die übrigen Organe ursprünglich

als ein zusammenhängendes Zellengewebe auftritt, sondert sich zugleich mit den Gefässanlagen als unterstes Stratum von dem mesodermalen Zellenlager, nachdem letzteres über die Grenzen des embryonalen Leibes und der Area lucida in das Randwulstgebiet beträchtlich sich ausgebreitet hat. Peripheriewärts erstreckt sich diese horizontale Abgliederung soweit als das Mesoderm, centralwärts bis zur Gegend der Urwirbelanlagen. Von hier aus sprosst nun dieses vierte Blatt sowohl medianwärts als dorsalwärts zwischen die Organanlagen hinein, ähnlich der Weise, wie es von anderer Seite für den weissen Dotter angegeben worden. So sieht man z. B. die Anlagerung der Bindesubstanz um Medullarrohr und Chorda deutlich von den Gefässanlagen ausgehen, nicht aber von den Urwirbeln. Eine genauere Darstellung dieser Verhältnisse liegt nicht im Plane dieser Untersuchung und genügt es hervorgehoben zu haben, dass das Blut mit allen Bindesubstanzen den übrigen Organen des Körpers gleichwerthig sei und in letzter Linie von Furchungskugeln abgeleitet werden müsse [1]). Wie man sieht, ist diese Angabe der früher von *Remak* vertretenen nahe und könnte, um jeden Anklang an weissen Dotter zu vermeiden, die genannte Anlage als Desmoblast von dem übrigen Theil des Mesoderm getrennt werden.

Kehren wir wieder zum Primitivstreifen als Ganzem zurück, so wurde schon erwähnt, dass derselbe über die Abgrenzung des embryonalen Leibes auf der Keimscheibe als solcher nichts aussagen könne. Eine solche, wiewohl nicht definitive, sondern vorläufige Abgrenzung wird, wie zuerst von *Pander* abgebildet, an schematischen Längs- und Querschnitten gezeigt und beschrieben worden ist, erst erreicht durch Faltenbildung im Umkreis des Primitivstreifens. Aber auch diese wenigen Falten schreiten wellenähnlich nach aussen fort und ziehen neue Strecken der Area lucida in das Körpergebiet des Embryo hinein, welches seine definitive Abgrenzung auf der Keimscheibe erst erfährt durch die Nabelbildung. Das associative Wachsthum des Embryo erstreckt sich also weit in die embryonale Entwicklungszeit hinein.

Letztere Verhältnisse mit einigen Worten gekennzeichnet zu haben,

---

1) Auch die von *A. Goette* als blutbildende Zellen beschriebenen grossen und kleinen Dotterkugeln gehören nicht der Blutbildung an. Man findet diese von mir sogenannten Leukosphären, grössere und kleinere, kernlose, weissen Dotterkugeln ähnliche Gebilde, schon zu Anfang sowohl im primären Entoderm der Area lucida, als auch im Randwulst des frisch gelegten Eies; ebenso aber auch, neben ächten, kernhaltigen Zellen, auf dem Boden der Keimhöhle. Daselbst nehmen sie anfänglich an Zahl zu, werden selbst zur Zeit der Blutbildung noch wahrgenommen, um allmälig zu verschwinden. Sie dienen als Ernährungsmaterial, indem sie schliesslich zerfallen. (Vergl. Stellung des Hühnchens u. s. w. Tafel I.)

ist zunächst hinreichend und bleibt es jetzt zu prüfen, in welcher Weise der Randwulst an seiner inneren Peripherie auseinanderweiche, um die Area lucida aus der runden in die birnförmige und schliesslich sanduhrförmige Gestalt überzuführen. Dieses Zurück- und seitliche Auseinanderweichen der inneren Peripherie des Randwulstes in der Gegend der Randplatte des Primitivstreifens geschieht dadurch, dass der um die Mesodermanlage der Randplatte des Primitivstreifens verdünnte Randwulst mehr und mehr nach rück- und seitwärts von der Embryonalanlage sich loslöst und unterminirt wird, während zugleich ein secundäres Entoderm sich ausbildet und in Verbindung mit dem Entoderm der Area lucida verbleibt. Die unterminirten überhängenden Randwulststrecken, die am frischen Keim leicht als flottirende Wülste zu sehen sind, dehnen sich nun nach abwärts, ziehen sich aus und machen damit den Zugang frei. Die abgelösten Zellenmassen verstärken schliesslich die Seitentheile des einspringenden Randwulstwinkels, an welchem selbst der Unterminirungsprocess alsbald weiter fortschreitet. Hervorzuheben ist, dass auch diese Randwulsttheile positiv aus ächten Keimzellen bestehen, nicht aber aus weissem Dotter, wie eine andere Annahme lautet[1]).

Hiermit ist das Gebiet überblickt, welches am Hühnchen zu kennen unsre Aufgabe war. Wie oben an den Keimen holoblastischer Eier die Praecession des Keimrings über die untere Eihälfte betrachtet worden ist, so ist es an der Zeit, derselben Erscheinung auch bei den meroblastischen Eiern unsre Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Diese Praecession erscheint beim Hühnchen als eine bogenförmige, ausnahmsweise (bei Randkerbenbildung) über eine gewisse Strecke hin als winkelige, mit hinterer Oeffnung des Winkels. Der endliche Verschluss des Urmundes geschieht nach wechselnden, meist ovalen Vorformen in einer zur Längsaxe des Embryo queren Richtung[2]), den Endstrang oder Endstreifen erzeugend.

---

1) Gegenüber verneinenden Angaben muss ich fortfahren zu behaupten, dass unterhalb des Randwulstes, in dem von mir sogenannten Dotterwall, sowohl in den ersten Brütstunden, als noch an Keimscheiben von 9—12 Brütstunden, ächte Zellenkerne vorkommen, mit Höfen feinkörnigen Protoplasmas. Sie erinnern vollständig an die von *Kupffer*, *van Bambeke* und Anderen an Knochenfischen gemachten Erfahrungen. S. Morph. Jahrbuch Bd. II, S. 569.

2) In dem Berichte über einen in der hiesigen naturf. Ges. gehaltenen Vortrag (abgedruckt Centralblatt 1874 Nr. 50) steht Längsrichtung; ich habe dieses Versehen in meiner Schrift »Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan« früher selbst verbessert. *W. His* aber hat es sich nicht entgehen lassen, jenen Fehler in seinen »Neuen Untersuchungen« zu urgiren. Und dennoch vermöchte ich zum öfteren selbst in einer und derselben Schrift von *H.* enthaltene stärkere Versehen anzuführen.

Bei den Haien ist die Praecession anfänglich bogenförmig, wird bald winkelig und darauf longitudinal. Ueber den letzten Verschluss des Dotterloches selbst habe ich keine Beobachtung.

Bei den Knochenfischen ist sie zuerst, nach der Grösse des Eies während längerer oder kürzerer Zeit, bogenförmig, schliesslich rasch winkelig und longitudinal.

Das letzte Ende des Schlussstückes ist vielleicht in allen Fällen bei Knochenfischen vorübergehend ein rundliches Grübchen; an holoblastischen Eiern ist das Gleiche zu bemerken.

Beurtheilung der Primitivrinnen und Primitivstreifen.

Den hohen und unersetzlichen Werth der Vergleichung embryologischer Formenbildung sprechen alle neueren Untersuchungen durch sich selbst oder mit besonderen Worten aus. Nichts Anderes lässt das Wesentliche vom Unwesentlichen sicherer und rascher unterscheiden, nichts Anderes die Bahn der Untersuchung bestimmter vorausbezeichnen. Mit Unrecht für bedeutungsvoll Gehaltenes führt sie auf seinen wahren Werth zurück: das ohne ihre Führung Zurückgebliebene und Verhüllte erhebt sie in ungeahntes Licht. Anfänglich selbst absichtslos dem natürlichen Drang entsprechend thätig, sucht sie alsbald bewusste Verwendung. Sie stellte immer neue Räthsel, die sie selbst wiederum der Lösung entgegenführt. Unsre eigene Gestalt wird sie auseinanderlegen und wir werden sie verstehen lernen. Ihr verdankt die Embryologie die gegenwärtige Höhe und Bedeutung.

Wenn ich mich dieser für denselben Zweck bei anderer Gelegenheit von mir ausgesprochenen Worte hier bediene, so geschieht es nicht, ohne auch der Gefahren zu gedenken, welche die Vergleichung begleiten. Selbst das Festhalten an rein morphologischer Verwandtschaft birgt die Möglichkeit in sich, das Erkennen morphologischer Verwandtschaft in Nebendingen aufgehen zu lassen, während in Wirklichkeit die Grundzüge des Entwicklungsplanes verschieden wären. Eine andre Gefahr würde die sein, wirklich vorhandene morphologische Verwandtschaft nicht zu erblicken und an unwesentlichen, durch gewisse Verhältnisse bedingten Modificationen des Grundplans sich anklammernd, jene Verwandtschaft zu läugnen.

Zwischen beiden Gefahren hindurch wird gelangen, wer sich bemüht zu sehen, was denn wohl das Wesentliche der morphologischen Verwandtschaft im Bereich der Entwicklungsgeschichte sei. Die Definition könnte von Verschiedenen möglicherweise verschieden gegeben werden. Wenn man aber auch versuchen wollte, Arbeitsleistungen

nach demselben Kräfteplan, Producte desselben Gestaltungsgesetzes für morphologisch verwandt zu erklären, so würde man vorerst Sophismen noch allzuviel ausgesetzt sein, als dass es nicht besser erscheinen sollte, Definitionen ganz zu unterlassen und sich an das Thatsächliche zu halten. Von der Gefahr einer allzugrossen Verallgemeinerung und allzuleichten Uebertragung für eine Abtheilung wichtiger Verhältnisse kann nicht die Rede sein, da blos zwischen bereits bekannten Abtheilungen Vergleiche angestellt werden sollen.

Aus der auf den vorausgehenden Blättern enthaltenen übersichtlichen Darstellung wird klar, dass trotz gewisser noch zu berücksichtigender Verschiedenheiten ein gemeinsamer Plan der Bildung des Primitivstreifens und der Primitivrinne, oder sagen wir gleich der Bildung des Rückenrohrs, ebenso aber auch des Darmrohrs, zu Grunde liege. Nur insofern erscheint es zweckmässiger, den Primitivstreifen und die Primitivrinne, die »erste Embryonalanlage«, vorzugsweise in das Auge zu fassen, weil bei der Mehrzahl der Wirbelthiere diese Bildungen zu einer bestimmten Entwicklungszeit als erstes auffälliges Zeichen besonderer Gestaltungsvorgänge zur Erscheinung gelangen.

In historischer Darstellung voranzustellen ist eine kurze Angabe von *Kowalevsky*, die ich hier wörtlich anführe. In seinen Rückblicken und Vergleichen in Bezug auf die Entwicklung der Würmer sagt derselbe [1]): »Meine neuen Studien (über die Ascidien) ergaben nur, dass die Einstülpungsöffnung sich auf den Rücken des Eies begibt und die sich um dieselbe bildende Rinne zur Rückenrinne sich schliesst; aus der durch Einstülpung gebildeten Zellenschicht entsteht das Darmrohr und aus der auf den Rücken sich ziehenden Fortsetzung derselben das Nerven- oder Sinnesrohr. — Beim Amphioxus geht die Einstülpungsöffnung auch auf den Rücken über und die sie umgebenden Ränder schmelzen mit den Rändern der Rückenrinne zusammen, so dass ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen dem Darmdrüsenblattrohre und dem Nervenrohre entsteht, was von mir auch bei den Plagiostomen und dem Frosche gefunden wurde und sich auch für die Accipenseriden als richtig erwies«.

Aehnlich in folgender Stelle (Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, *M. Schultze's* Archiv, Bd. VII, 1871): »In dieser verhältnissmässig unbedeutenden Ausbreitung der Nervenrinne weichen die Ascidien bedeutend von den höheren Wirbelthieren ab,

---

1) Dieses Citat bereits abgedruckt in »Primitivrinne und Urmund« Morphologisches Jahrbuch Bd. II, S. 572.

stimmen aber fast vollständig mit der sehr ähnlichen Bildung und Ausdehnung der Rückenfurche beim Amphioxus überein. Der Zusammenhang der Höhle des hinten schon geschlossenen Nervenrohrs mit der darunter liegenden Höhle des Darmes kann jetzt gar nichts Befremdendes mehr haben, da ich diesen Zusammenhang schon an vielen Wirbelthieren beschrieben habe. Nämlich beim Amphioxus, bei den Plagiostomen, bei den Aeipenseriden und Axolotln und nach meinen noch nicht gedruckten Beobachtungen über die Knochenfische gehen bei denselben die verdickten Ränder der Keimhaut, — Keimwall (*Kupffer*) — welche das Dotterloch oder den Rusconi'schen After umgeben auch in die Medullarwülste über. — Nach meinen Beobachtungen über die Knochenfische besteht der Keimwall (Keimring) aus zwei Blättern — oberen und unteren — welche an den Rändern in einander übergehen. Aus dem oberen entwickelt sich Haut- und Nervensystem, aus dem unteren Darmdrüsenblatt und mittleres Blatt. Das Lumen des sich sehr spät schliessenden Darmkanals geht in das Lumen des Nervenrohrs über. Nach der Bildung des Anus geht das Stück des Darmkanals, welches zwischen dem Anus und hinteren Ende des Schwanzes liegt, zu Grunde durch Verfettung«.

Die Vergleichung weiter führend gelangte ich in dem soeben angezogenen Aufsatz zu folgendem Ergebniss: »Von Wirbelthieren sind für jetzt zu einer Vergleichung verwendbar Vertreter aller Klassen mit Ausnahme der Säugethiere. Es liegen jedoch bereits Anzeichen vor, dass auch letztere einem homologen Plane folgen.

Auf die bedeutende Uebereinstimmung der wichtigsten Verhältnisse mit den Knochenfischen ist schon öfters hingewiesen worden. Die Randstellung der Embryonalanlage, Primitivstreifen- und Rückenfurchenbildung findet sich in wesentlich gleicher Anordnung auch bei den Selachiern, wie *Balfour's* Untersuchungen neuerdings bestätigt haben. Bei den Knochenfischen ist die Randstellung in gewisser Beziehung eine dauernde, insofern die sich schliessenden Urmundränder mit dem hinteren Körperende in Verbindung bleiben, in dasselbe übergehen. Bei den Selachiern dagegen löst sich das hintere Ende des Körpers von den Urmundrändern ab, lange bevor der Schluss des Urmundes erreicht ist. Sie stimmen in diesem Verhalten auffallend mit dem Hühnchen überein; auch bei diesem fand sich die Randstellung der Embryonalanlage und die später folgende allmälige Loslösung vom Rande.

Beim Frosche sehen wir die Primitivrinne und mit ihr die Embryonalanlage in directer Verbindung mit dem Urmund, der Rusconi'schen Oeffnung; desgleichen bei den Cyclostomen. Hier wird es schon deut-

lich, dass es nicht sowohl die Randstellung der Embryonalanlage ist, auf welcher der Schwerpunkt ruht, sondern dass ein tieferliegendes Princip zu Grunde liegt, dessen Durchführung unter bestimmten äusseren Verhältnissen die Randstellung im Gefolge hat.

Man kann dasselbe auf zweierlei Weise ausdrücken. Mit Bezug auf Höhlen und Furchen macht es sich geltend als Fortsetzung der Entodermeinstülpung oder Urdarmhöhle auf den Rücken des Keimes; mit Bezug auf die Substanz dagegen als Ueberführung der Urmundlippen (Urmundränder) auf den Rücken des Keimes, zur Gestaltung des Embryo. Euaxes einerseits, Ascidien und Amphioxus andrerseits geben die reinsten Bilder des ganzen Processes.

Es bedarf in der That nur eines kurzen Rückblickes auf das Hühnchen, um die Durchführung desselben Planes auch hier zu erblicken. Die Randstellung der Embryonalanlage erscheint sofort in einem andern Lichte. Was zunächst die Primitivrinne betrifft, so ist die Nähe ihres hinteren Endes am Rande der Keimscheibe, dem Urmund, begreiflich genug. Jene oben schon beachtete Randkerbe der Keimscheibe erhält einen bedeutungsvollen Werth und weist darauf hin, dass nicht blos ein idealer Zusammenhang zwischen Primitivrinne und Urmund unter allen Umständen anzunehmen sei, sondern dass er sich selbst, wenn auch in selteneren Fällen, thatsächlich ausprägen könne. Der Zusammenhang mit dem Urmund schliesst aber auch den Zusammenhang mit der Urdarmhöhle, der Baer'schen Keimhöhle, selbstverständlich in sich ein. Wäre die Keimscheibe des Hühnchens minder flach, so würde der directe Uebergang der Rinne in die Höhle wahrscheinlich viel auffallender sein. Man kann also sagen, die Primitivrinne, weiterhin aber auch die Medullarrinne des Hühnchens ist nichts Anderes, als die Fortsetzung der Urdarmhöhle auf den Rücken der Keimscheibe; da diese Fortsetzung nur von einer Stelle der Peripherie der Keimscheibe aus erfolgen kann, muss die Primitivrinne randwärts liegen.

So verhält es sich mit Bezug auf Rinne und Höhle. Was aber die Substanzränder der Rinne und der Höhle betrifft, so ist durch den Zusammenhang zwischen diesen (der Rinne und Höhle) auch der Zusammenhang jener (der Substanzränder der Rinne und Höhle) constatirt. Mit andern Worten, die Primitivrinnenränder, die man sich bei vollkommen bis in die Keimhöhle und vom Rande bis zum Vorderrande gespaltener Primitivrinne vorzustellen hat, sind eine Fortsetzung der Urmundränder; aber nicht allein dies, sondern sie sind vielmehr ein nach vorn gezogener Abschnitt des grossen ursprünglichen Urmundrandes, zu dessen Peripherie auch sie gehören. Beim Hühnchen würde

demnach nur ein Theil des Urmundrandes als Embryonalanlage auftreten. Direct nachweisbar ist auch in dieser Beziehung, selbst noch zur vorgerückten Zeit der Ausbildung der Primitivrinne, die über eine längere Zeitstrecke hin fortdauernde Uebernahme hinterer Keimscheibenbezirke in die Embryonalanlage. Die Primitivrinne erscheint nun verhältnissmässig spät: das erste Auftreten des Primitivstreifens ist aber schon gewissermassen zusammengetretener Urmundrand. Je weiter wir in der Entwicklung zurückgreifen, sei es bis zum Keim des frischgelegten Eies oder endlich zur Furchung zurück, um so einfacher und anschaulicher werden die Verhältnisse und darf man sich nur die Entstehung der Primitivrinne in Gedanken auf eine etwas frühere Zeit verlegen. Man kann diese Entstehungsweise des Embryo als stomatogene bezeichnen.

Der Vergleichung ist es nur vortheilhaft, wenn man vorziehen sollte, statt der Urmundlippen das ganze Randwulstgebiet (s. oben Fig. 27) einzusetzen. Die ja unleugbar vorhandenen Differenzen betreffen in beiden Fällen nur Nebensächliches, lassen also das typische unberührt.

Der Primitivstreif des Hühnchens würde demnach zu deuten sein als Embryonaltheil des Urmundrandes; die Primitivrinne, gegenüber der Erklärung *Kölliker's* als Embryonaltheil des Urmundeingangs. Beide Erklärungen aber schliessen sich nicht aus, sondern ergänzen sich gegenseitig.«

Den gleichen Gedankengang entwickelte ich darauf in einem, der Vergleichung der Nervencentra der Gliederthiere und Wirbelthiere gewidmeten Aufsatz[1] und benutzte ihn auch zur Erklärung der Doppelmonstra, überhaupt der Mehrfachbildungen[2]. Er legt mehr Gewicht auf das Aeussere der Erscheinungsformen, während das Wesen selbst in der früheren Weise aufgefasst wird. Auch zur gegenwärtigen Zeit noch, nach vielfacher und reiflicher Ueberlegung, muss ich jenen Gedankengang festhalten und bediene mich der gleichen Fassung desselben, in welcher er dort dargestellt ist.

Weiterhin verweise ich auf die im Vorausgehenden gegebenen Figuren. Was man in allen diesen Fällen als Urmund, Dotterloch oder Blastoporus zu bezeichnen habe, bedarf keiner Auseinandersetzung, ebensowenig, was man als Urmundränder, Properistom zu bezeichnen

---

1) Dem Gedächtniss an *Karl Ernst v. Bär*. Sitzungsberichte der naturf. Ges. zu Leipzig. Januar 1877.

2) Die Theorien der excessiven Monstra. *Virchow's* Archiv. Bd. 71, Heft 1.

habe. Der Keimring ist in den meisten bezüglichen Figuren, um seine Beziehung zur »ersten Embryonalanlage« von vornherein zu kennzeichnen, Keimstreifen (*k*) genannt, ebenso jede der beiden Hälften der »ersten Embryonalanlage« selbst (*k'*).

Ueberblickt man nun diese verschiedenen Entwicklungsformen, so wird man an ihnen eine zweifache Form der Bildung des Primitivstreifens unterscheiden, welche als disjunctive (diazenktische) und conjunctive (synzenktische) Form auseinandergehalten werden kann. Denselben Unterschied kann man alsdann auch für die Bildung der Primitivrinne annehmen. Die Primitivrinne, wo sie nicht von Anfang an als Rückenfurche oder Medullarfurche auftritt, bestimmt aber auch die Bildung der Medullarfurche und insofern gilt der Unterschied auch für diese.

Der bezügliche Vorgang selbst ist nach seinen beiden Formen in dem einen Falle eine Conjunction (Synzygie), in dem anderen Falle eine Disjunction (Diazygie) von Zellenmassen, Ausdrücke, auf deren nähere Erläuterung sofort einzugehen ist.

Die disjunctive Form der Primitivstreifbildung ist die, bei welcher eine zusammenhängende Substanzplatte, welche mit ihrer Basis an den Urmund und Keimring grenzt und mit ihrem vorderen abgerundeten Ende sich vom Keimring mehr oder weniger entfernt, durch eine der Längsaxe der Substanzplatte entsprechende, auf den Keimring senkrecht gestellte, mehr oder minder tiefgreifende Einfaltung oder Rinne in zwei symmetrisch gelegene Keimstreifen sich trennt. Der Zusammenhang zwischen beiden Seitenhälften wird dabei nicht aufgehoben. In allen Fällen greift die trennende Einfaltung, die Primitivrinne, auf das vordere Ende der Substanzplatte, die den Primitivstreifen darstellt, nicht über. Da aber der Primitivstreifen mit seiner Basis an den Keimring grenzt und in diesen sich fortsetzt, der Keimring aber den Urmund umfasst und die Primitivrinne nur als eine Fortsetzung des Urmundes auf den Primitivstreifen erscheint, wie letzterer als eine Fortsetzung des Keimringes, so greift die Trennung auch nicht auf den hinteren entgegengesetzten Keimringtheil über. Beide Seitenhälften, die Keimstreifen, gehen demgemäss an ihrem vorderen und hinteren Ende bogenförmig in einander über. So lässt sich am Primitivstreifen ein vorderer und hinterer Schlussbogen unterscheiden. Der vordere umsäumt das Vorderende der Primitivrinne, der hintere ihr wirkliches oder ideelles hinteres Ende, den Urmund. Die Primitivrinne erscheint hier als das die vorsich gehende Trennung des Primi-

tivstreifens in zwei Keimstreifen und damit zugleich die Bilateralität der Embryonalanlage signalisirende Moment.

Soweit die Wirbelthierentwicklung bis jetzt bekannt ist, erscheint die disjunctive Form der Primitivstreifbildung überhaupt nicht rein und ungemischt, sondern die conjunctive Form bildet einen mehr oder minder ausgedehnten hinteren Theil des Embryo. Beide Formen stellen demnach keine absoluten Gegensätze dar, sondern gehen unmittelbar ineinander über.

Als die besten Beispiele der disjunctiven Form sind die Vögel, und, soweit es sich combiniren lässt, die Säugethiere vorerst zu nennen.

In grösserer Reinheit tritt bei gewissen Klassen die conjunctive Form der Primitivstreifenbildung auf und sind als Beispiele vor Allem zu nennen die Knochenfische und Haie.

Sie besteht darin, dass zwei vorher getrennte, unter Umständen weit von einander abliegende Keimstreifen durch Zusammenrücken (*Kowalevsky*) sich miteinander verbinden und durch diese Verbindung den Primitivstreifen darstellen. Die Primitivrinne erscheint hier im Gegensatz zur vorhergehenden Form als der Ausdruck der früheren weitergehenden Trennung.

Auch hier greift die Primitivrinne weder auf den vorderen, noch auf den hinteren Rand des Primitivstreifens über. Vielmehr sind bei dieser wie bei jener Bildungsform des Primitivstreifens die Keimstreifen aufzufassen als ein Substanzgürtel, welcher Primitivrinne und Urmund zwischen sich fasst.

Hiermit ist in Kürze das Schema angegeben, auf welches der Ablauf der Primitivstreifbildung bei sämmtlichen im Vorausgehenden beschriebenen Wirbelthieren mit Sicherheit bezogen werden kann, welches andrerseits aus den Thatsachen des Entwicklungsablaufs selbst abgeleitet worden ist.

Um ebensowohl die bestehende Uebereinstimmung als andrerseits die vorkommenden Verschiedenheiten genauer beurtheilen zu können, ist es nunmehr erforderlich, jede einzelne der beschriebenen Thierformen hinsichtlich des zu erwägenden Entwicklungsvorgangs an dem genannten Schema und umgekehrt das letztere an jenem zu messen, um sodann, nachdem dies geschehen ist, die grundlegenden Sätze der Wirbelthierentwicklung zusammenzufassen.

Denn wenn kurz zuvor die Vögel als Beispiele der einen, die Knochenfische als Beispiele der anderen Form genannt worden sind, so ist weiterhin das Folgende hinzuzufügen:

Betrachten wir die in Fig. 24—27 Seite 37 wiedergegebenen Sta-

dien der Entwicklung des Hühnchens, und zunächst das in Fig. 24 wiedergegebene erste Stadium (von 6 Stunden), so kann man den Keimring (*r*) als die Keimstreifen bezeichnen [1]), von deren hinterer Vereinigungsstelle die Lunula (*l*) ausgeht. Letztere ist aufzufassen als ein während der Ausbildung der Area lucida und des Randwulstes dicker gebliebener Theil der Area lucida oder Mittelscheibe, der mit seiner Basis in die Zellen des Keimringes oder Keimstreifens unmittelbar ausläuft. Diese hintere Verdickung der Area lucida besteht, wie oben näher auseinandergesetzt wurde, aus einer mehrschichtigen, vorwärts allmälig sich verdünnenden Entodermanlage. In diesem Sinne erscheint die Lunula wie ein Vorsprung des Keimringes in die Area lucida hinein.

Dem blossen äusseren Ansehen nach lässt sich als »erste Embryonalanlage« nur jene nach allen Seiten unbestimmt abgegrenzte Lunula wahrnehmen. Nichts verräth, ob und wieweit die Embryonalanlage rückwärts auf den Keimring sich erstrecke: als Embryonalanlage bereits sichtbar ist sie nur als Lunula, was man festhalten muss.

Sehr bald, nach wenigen Stunden Mehrbebrütung aber zeigt es sich, dass ein neuer Theil der Embryonalanlage auf dem Keimring selbst erscheine: ein neuer Theil, zu welchem freilich die Anlage selbst, das Material selbst schon im früheren Keimring von 6 Stunden enthalten war, hat sich innerhalb des Keimrings als zur Embryonalanlage gehörig differenzirt, die Randplatte des Primitivstreifens. So gelangen wir allmälig zu dem in Fig. 25 abgebildeten Stadium von 15 Stunden mit der Randplatte *rp*.

Das Schema für dieses Stadium gibt Figur 27. Wir erkennen den Keimring, d. i. die Keimstreifen *k*, im Umkreis der dünnen Mittelscheibe *b*. Durch eine dorsoventrale, soeben erst entstandene leichte Einfaltung oder Impression im Bereich der Längsaxe des Primitivstreifens hat sich die Primitivrinne gebildet, zu deren beiden Seiten nunmehr die beiden Keimstreifen liegen, die sich selbst wieder nach vorn in den vorderen, nach hinten in den, den Urmund umgreifenden hinteren Schlussbogen fortsetzen.

Weiterhin gewinnt auf Kosten des Keimrings die Area lucida nach rückwärts an Ausdehnung und es erscheint allmälig die Birnform der Area lucida, mit hinterer Spitze. Diesen und die folgenden hinteren Zuwachsstrecken der Area lucida kann man auch als Randstück der

---

1) Mit dem Namen Randwulst ist im Folgenden, wie früher, der Entodermwulst, dieser in Verbindung mit dem ihn deckenden Ectodermtheil aber Keimring bezeichnet.

Area lucida bezeichnen; dieses Randstück dehnt sich, wie Fig. 26 zeigt, so sehr nach hinten aus, dass es an Länge dem primären, vorderen Theil etwa gleichkommt; etwas geringer ist seine Breitenausdehnung. Aber nicht blos die Area lucida erhält eine hintere Verlängerung auf Rechnung des Randwulstes, sondern es rücken vom Keimring aus immer neue Strecken der Keimscheibe an den bereits vorhandenen Theil der Embryonalanlage an und verlängern ihn nach rückwärts. Der mit dem ersten Auftreten des Primitivstreifens gegebene Theil der Embryonalanlage ist demnach nicht die totale Embryonalanlage, sondern nur die vordere Embryonalanlage und wurde es bereits oben bemerkt, dass diese blos Hinterkopf und Oberhals des fertigen Embryo bezeichne. An diese tritt die hintere Embryonalanlage erst ganz allmälig heran und fällt bekanntlich die Heranziehung des hintersten Körperendes, des Kreuz- und Candaltheiles auf eine sehr späte Zeit [1]. Diese allmälig vor sich gehende Verlängerung der Anlage nach hinten kann man als durch Conjunction (Synzygie) bewirkt dem äusserlich in disjunctiver Form auftretenden anfänglichen Theil des Primitivstreifens gegenüberstellen. Dass, wie bei den Haien, so auch beim Hühnchen, nicht der gesammte Urmundrand in die Embryonalanlage aufgehe, wurde bereits früher hervorgehoben. Ebenso wurde auch schon früher bemerkt, dass das conjunctive Moment selbst bis an den äussersten Keimscheibenrand seine Einwirkung erstrecken könne, durch die seltene Bildung der Randkerbe (Fig. 25 *rk*).

So ist einerseits gewiss, dass der hintere Rumpftheil keineswegs hervorwachse aus dem vorderen, sondern dass die ihn bildenden Elemente allmälig von hinten her an die vordere Embryonalanlage herantreten, mit einem früher gebrauchten allgemeinen Ausdruck durch Association ihn verlängern. Conjunction ist eine specielle Form der Association, welche Wachsthumsform als eine der Intussusception gegenüberzustellende der Apposition am nächsten kommt. Ebenso gewiss ist es aber auch, dass der Kopf nicht aus dem Rumpf hervorwachse, sondern seine blattförmige Anlage auf der Keimscheibe bereits besitzt, eine Anlage, deren Längsausdehnung erst mit der Herausbildung des Kopffortsatzes des Primitivstreifens unter dem Ectoderm her, besser aber durch eine demnächst erscheinende Falte, die bereits *Pander* zeichnet, bestimmt wird. (S. dessen Beiträge, Tafel d. Durchschnitte.)

1) Es wurde bereits oben bemerkt, dass *W. His* die Verlängerung zum Theil auch durch Ausziehen hervorgehen lasse. Aber selbst wenn es sich so verhielte, so würde dieser Vorgang dem Begriff der Conjunction nicht einmal widerstreben. Doch so verhält es sich nicht.

So fasse ich denn also als Conjunctionsphänomene beim Hühnchen auf[1]:

1) Den allmäligen Anschluss der hinteren Embryonalanlage an die vordere und die hiermit sich ergebende enorme Verlängerung der ersten Embryonalanlage nach rückwärts. Es versteht sich von selbst, dass intussusceptionelles Wachsthum während dessen gleichfalls besteht. Aber die vordere Embryonalanlage wird nicht zur totalen Embryonalanlage durch intussusceptionelles Wachsthum jener, sondern durch den Anschluss neuer Bestandtheile zur Embryonalanlage, aus einem mit derselben in Verbindung stehenden, aber noch nicht zu Theilen der Embryonalanlage gewordenen Bezirk des Keimrings.

2) Die Bildung des Primitivstreifens selbst; es wurde oben geschildert, dass die mediane Verdickung seitlich der zukünftigen Längsaxe hervorgehe aus dem Zusammenrücken des sich aus dem primären Entoderm differenzirenden Mesoderm von den Seiten nach der Mitte hin. Ja man könnte die Bildung der Primitivrinne selbst nach dieser Seite hin auffassen und wird später hierüber noch ausführlicher die Rede sein.

3) Die Bildung der Randkerbe.

4) Die Randstellung der Embryonalanlage.

Aus dem Angegebenen geht zugleich hervor, dass auch beim Hühnchen ein Theil des Keimringes embryoplastisch sei, um einen früher von mir gebrauchten Ausdruck zu verwenden und dass dieser embryoplastische Theil des Keimringes den gesammten hinteren Rumpf vom Mittelhalse rückwärts zur Entwicklung bringe. Was Haie (Fig. 15—17, Seite 14) und Knochenfische (Fig. 19—22, Seite 18) betrifft, so bedürfen dieselben keiner besonderen Besprechung nach dem soeben Erörterten. Mit einer Stelle des Keimringes in Zusammenhang tritt die vordere Embryonalanlage auf und differenzirt sich bei grösseren Knochenfischeiern in Bezug auf Dotterumwachsung frühzeitig als Kopfanlage. Die beiden symmetrischen Hälften des Keimringes, die beiden Keimstreifen, schliessen sich durch eine von vorn nach hinten ablaufende Conjunction an die »vordere Embryonalanlage« als hintere Embryonalanlage an. Primitiv-

---

1) Man erkennt auch hier, dass conjunctive und disjunctive Form keine Gegensätze bilden, und ein Widerspruch gegenüber der vorhergehenden Angabe nicht enthalten ist. Die eine basirt auf den äusseren Anschein, die andere auf die inneren Verhältnisse. Die Verschiedenheit des Gesichtspunktes bedingt die eine oder andere Angabe; vorerst verdienen beide berücksichtigt zu werden.

streif und Primitivrinne des Kopftheils entsteht auf disjunctivem Wege.

Bei kleineren Knochenfischeiern verwischen sich die Grenzen der vorderen zur hinteren Embryonalanlage, indem hier der gesammte Verschluss des Urmundes, die gesammte Dotterumwachsung in rapider Weise abläuft und Zeit zu Differenzirungen inzwischen nicht gelassen wird: der Typus aber erleidet dabei keine Veränderung.

Bei den Haien schnürt sich die hintere Embryonalanlage von dem Keimring ab, bevor die Umwachsung der Dotterkugel vollzogen ist; bei den Knochenfischen dagegen findet die totale Verwendung des Keimringes statt: bei beiden entsteht der grösste Theil der Embryonalanlage auf conjunctivem Wege. Trotzdem kann die Primitivrinne erst eine Weile nach geschehener Conjunction, muss nicht sofort mit der Conjunction auftreten, indem der Anschluss beider Keimstreifen auf mehr verdeckte Weise, unter Ausbildung einer Randknospe u. s. w. vor sich geht.

Hier knüpft sich nun, wiewohl einem total sich furchenden Ei angehörig, das des Störs und weiterhin ebenso das der Batrachier und Cyclostomen aufs Engste an. Ein vergleichender Blick auf die Figuren 11—12, 13—14, 5—10 lässt sofort die bedeutende Uebereinstimmung erkennen. Es ist nur zu berücksichtigen, dass der Nahrungsdotter der Meroblasten als ein unterer Appendix der unteren Keimschicht selbst zu betrachten ist und statt innerhalb der Zellen der unteren Keimschicht ausserhalb derselben zu liegen kommt: während die Holoblasten alle ihre Nahrung in Keimzellen einschliessen.

Bei den Stören, Fig. 11 u. 12 erscheint der Kopftheil der Embryonalanlage als ein breiterer, höherer Theil des Keimringes. Sie verlängert sich, wie Fig. 12 zeigt, nach rückwärts dadurch, dass die Keimringränder von beiden Seiten des Kopftheils aus mehr und mehr zusammentreten, wodurch der Urmund von vorn und von den Seiten her sich verengert, während das Ei zugleich eine Drehung erfährt, so dass der Kopftheil mehr nach oben gelangt.

Bei den Fröschen ist die vordere Embryonalanlage, sobald sie als ein Besonderes auf der Oberfläche des Keimes sichtbar wird, schon von grösserer Länge. Diesem Abschnitt fügt sich jedoch der den Urmund umkreisende Theil des Keimringes gleichfalls allmälig an. Doch ist bezüglich der Länge der vorderen Embryonalanlage daran zu erinnern, dass sowohl bei dem Frosche, sowie bei den Stören und den sofort zu betrachtenden Cyclostomen die Umwachsung der unteren Eihälfte durch die obere schon in der Gegend des Aequators des

Eies beginnt und nicht erst mit dem Sichtbarwerden der Rusconi'schen Spalte; dass sie schon vor dem Auftreten begonnen haben muss. Hieraus wird es wahrscheinlich, dass die Kopfanlage bei diesen 3 Formen den Aequator als Schlussbogen dorsalwärts überrage und nur sie die vordere, disjunctive Embryonalanlage darstelle. An sie schliesst sich die hintere durch Conjunction allmälig an, so dass hier wie bei den Knochenfischen die totale Aufbrauchung des Keimringes für die Embryonalanlage statt hat. Bei den Fröschen und Stören gelangt der sich schliessende Urmunddrand in das Bereich der Medullarplatten, wie bei den Knochenfischen; bei den Neunaugen soll dies nicht der Fall sein, wiewohl die gegebenen Abbildungen (s. Fig. 9) es wahrscheinlich machen. Dieser Punkt also bedarf erneuerter Untersuchung, obwohl schliesslich die Möglichkeit nicht geläugnet werden kann, dass die definitive Analöffnung aus dem Rest des Urmundes sich entwickle. Denn bei den Haien, dem Hühnchen entwickelt sich die definitive Analöffnung sogar oberhalb des endlichen Urmundverschlusses.

Eine disjunctive Form des Primitivstreifens entwickelt der Amphioxus, wenn wir vom Stadium des sich schliessenden Urmundes ausgehen. Indessen ist hier ein Anderes zu berücksichtigen. Man würde nur mit Unrecht blos den letzten Rest der Einstülpungsöffnung, wie er kurz vor dem völligen Verschluss beschaffen ist, zur Vergleichung heranziehen. Der Urmund ist vielmehr, entsprechend den vorausgehend beschriebenen Eiern der Störe, Frösche und Neunaugen, in jenem höchsten Stadium seiner Existenz zur Vergleichung heranzuziehen, in welchem er einen grössten Kreis umspannt; ja er scheint zu einer gewissen, in dieser Beziehung wichtigen Zeit, selbst dorsalwärts des früheren Eiäquators zu liegen (s. Fig. 3, die ihn mit nach rechts gewendeter Oeffnung im optischen Meridionalschnitt zeigt). Erst allmälig wird er enger, während die doppelblätterige Blase zunächst Kugelform annimmt. Dann erst verlängert er sich in der Richtung der Urmundaxe der Blase sehr bedeutend, wie Fig. 4 ergibt, flacht sich zugleich dorsalwärts ab während die Urmundöffnung sich auf den Rücken begibt. Es erheben sich die Seitenränder der dorsalen Abflachung zu den Medullarwülsten, welche den Urmund zwischen sich fassen. Legt man jene dorsalwärts des Aequators liegende Urmundperipherie und dementsprechend seine Substanzränder zu Grunde, so erscheint es gar nicht unmöglich, vom Rande des Urmundes aus eine conjunctive Form der Primitivstreifenbildung zu construiren, wie es oben bezüglich der Praecession schon bemerkt wurde. Das Zusammenrücken der vorderen Theile des »Primitivstreifens« (um auch hier dieses Wort zu gebrauchen) würde nur durch

die allmälige Urmundverengerung gewissermassen verdeckt und der directen Wahrnehmung schwerer zugänglich gemacht werden, während das Wesen principiell mit den Stören u. s. w. übereinstimmte [1]).

In Betreff der Säugethiere lässt sich für jetzt nur soviel angeben, dass das Vorderende der Embryonalanlage vom Urmunde abgewendet, das Hinterende demselben zugewendet sein müsse. Ob jedoch die Primitivrinne der Säugethiere zu irgend einer Zeit der Entwicklung in den Urmund einmündet, ob die Medullarplatten, wie bei den Stören, Fröschen, den Urmund umkreisen, oder der Rest des letzteren jenseits der Embryonalanlage unverwendet liegen bleibt, wie bei den Haien, Vögeln und wahrscheinlich den Reptilien, muss als eine für jetzt noch nicht mit Bestimmtheit zu entscheidende Frage bezeichnet werden.

Allgemeine Folgerungen.

Nachdem hiermit das Material vergleichend betrachtet worden ist, dürfte es sich unschwer erkennen lassen, dass sich wirkliche und scharfe Grenzen zwischen den beiden Formen des disjunctiven und conjunctiven Primitivstreifens nicht aufstellen lassen, dass vielmehr die conjunctive in die disjunctive Form und letztere in erstere übergehen und ein wesentlicher Unterschied sich nicht begründen lässt. Die Ursache der bestehenden Verschiedenheiten scheint schliesslich mehr auf äusserliche Verhältnisse bezogen werden zu müssen, hervorgerufen durch Modificationen der Furchung in Folge der Grösse des Nahrungsdotters, als auf innere Verschiedenheiten des Grundplans der Organisation.

Denn beide Formen kommen ja in dem Kern des ganzen Vorgangs überein, die Urmundränder, Keimringe, total oder partiell für die »vordere und hintere Embryonalanlage«, für die Herstellung der Primitivstreifen allmälig zu verwenden, mit anderen Worten aus einem Ringtheil des Eies einen Axentheil des Embryo zu machen.

In welcher Weise diese Erscheinung sich vollzieht, zeigt am besten ein Blick auf die Formen der Keimringe und auf die Praecessionsformen dieser Ringe.

Was die Formen der Keimringe betrifft, so besteht jeder Keimring aus zwei zusammenhängenden Seitenhälften, welche sich als in jeder Beziehung einander entsprechende Gegenstücke verhalten: er besteht

---

1) Dieselbe Auseinandersetzung über den Amphioxus findet sich in ausführlicher und auf die Würmer ausgedehnter Fassung in meinem Aufsatz »Nervencentra der Gliederthiere und Wirbelthiere. Leipz. Sitzungsberichte Januar 1877. *W. His* bedient sich derselben in den »Neuen Untersuchungen«, ohne die Quelle zu nennen, oder meine früher vorhandene Angabe zu erwähnen.

aus zwei homotypen Keimstreifen. Eine vollständige radiäre Symmetrie ist am Keimring schon von Anfang an nicht vorhanden, insofern als ein bestimmter, die »vordere Embryonalanlage« darstellender Theil desselben sich vor den übrigen auszeichnet. Im Allgemeinen aber ist zu behaupten, dass die Wirbelthiere sich aus ringförmigem Typus entwickeln, indem die randständigen Ringhälften zu zwei parallelen Streifen mit vorderem und hinterem Schlussbogen in mehr oder weniger verdeckter Weise sich zusammenschliessen. So geht die Bilateralität des Wirbelthierkörpers aus ringförmigem Typus hervor. Im Einzelnen gilt dasselbe für das Nervensystem, Muskelsystem, Darmsystem u. s. w.

Der Keimring selbst, mit der Lunula, wie für alle Wirbelthiere der gegen den dünneren Blastodermtheil vom Keimring aus vorspringende Keimtheil genannt werden könnte, enthält im Innern die Anlage des Mesoderm, wodurch er gewulstet wird; ausserdem natürlich die Axenstreifen des Ectoderm und Entoderm; demgemäss nicht blos die zu beiden Seiten der Längsaxe liegenden Streifen des Ectoderm und Entoderm, sondern auch die dem vorderen und hinteren Schlussbogen zugehörigen Theile, die beiden Schlussstreifen. Ob der den Randwulst deckende Ectodermstreifen in allen Fällen blos die Anlage der Medullarplatten darstelle, in dem einen Fall weniger, in dem andern mehr, ist vorerst noch nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden.

Die Lage des Keimringes und Urmundes ist in allen Fällen anfänglich eine untere, dem Boden zugekehrte. Dies gilt auch für das Hühnchen, dessen Keimscheibe mit zunehmender Bebrütung sich hornhautähnlich dorsal vorwölbt, so dass die Keimringe schon mehr unten liegen. Mit zunehmender Umwachsung der Dotterkugel lässt die Deutlichkeit nichts mehr zu wünschen übrig. Aus dieser anfänglich ventralen Lage entwickelt sich durch Drehung des Eies allmälig eine dorsale; so bezüglich des ganzen Keimringes bei den holostomalen Keimen, bezüglich des embryoplastischen Theiles des Keimringes bei den merostomalen Keimen, dem Hai, dem Huhn, wohl auch den Reptilien.

Was aber die Praecessionsformen noch betrifft, so sehen wir äusserlich bei dem Amphioxus ein bogenförmiges, endlich longitudinales Vorrücken des Keimringes,

den Cyclostomen ein kurzes bogenförmiges, dann winkeliges,

den Stören ein bogenförmiges, endlich longitudinales,

den Batrachiern ein bogenförmiges, endlich longitudinales,

den Haien ein kurzes bogenförmiges, bald winkeliges und longitudinales,
den Knochenfischen ein bogenförmiges, endlich winkeliges und longitudinales,
den Hühnchen ein bogenförmiges, ausnahmsweise auf kurze Strecken ein winkeliges.

In dieser Weise verhält sich die Sache dem äusseren Anschein nach; dennoch ist das so häufig vorkommende bogenförmige Vorrücken dem inneren Processe nach nicht nothwendig ein solches, wie aus dem Früheren erhellt.

Denn so verschieden auch die einzelnen Praecessionsformen zu sein scheinen, so stimmen sie doch alle in dem genannten Grundzuge überein, die Keimringe zu einer meridionalliegenden, bilateralsymmetrischen Stammplatte zu vereinigen. Dieser Stammplatte gehören als gleichwerthige Theile die beiden Schlussbogen ergänzend an, die gemäss ihrer Anordnung und Bedeutung selbstverständlich nicht erst der Vereinigung zweier seitlicher Theile ihre Entstehung verdanken. Von den beiden Schlussbogen ist der vordere der bei weitem ausgedehntere; er bezeichnet in allen Fällen mindestens die Kopfanlage.

Aber nicht allein durch ihre Ausdehnung und Lage unterscheiden sich beide Schlussbogen von einander, sondern ebenso wesentlich durch die verschiedene Art ihres Zustandekommens. Der vordere Schlussbogen stellt ursprünglich denjenigen Theil der Zellenmasse des durchfurchten Keimes dar, welcher in Bezug auf seine Umgebung die geringste centrifugale Verschiebung erleidet, während diejenige Zellenmasse, welche das Material des hinteren Schlussbogens enthält, gerade im Gegentheil die grösste Wanderung auf der Eikugel zu vollführen hat; die Zellenmasse des künftigen vorderen Schlussbogens ist durch das geringste Flächenwachsthum ausgezeichnet; sie bildet im Gegensatz zu der am meisten bewegten Zellenmasse des künftigen hinteren Schlussbogens den ruhenden Punkt des Keimes. Zwischen diesen beiden Extremen folgen in allmäliger Abstufung von der geringsten zu der grössten Bewegung die vom vorderen zum hinteren Schlussbogen sich erstreckenden seitlich symmetrischen Zellenmassen. Der Zeit nach wird also der unmittelbar vor dem hinteren Schlussbogen gelegene Theil des Keimrings am spätesten zum Verschluss gelangen und mit ihm in die Embryonalanlage eintreten.

Das Grössenverhältniss zwischen beiden Schlussbogen und der übrigen Embryonalanlage, der Intercruralanlage, wie man sie nennen könnte, lässt sich bei einigen Wirbelthieren annähernd bestimmen;

so bei dem Hühnchen, den Haien, grösseren Knochenfischeiern. Bei anderen fehlen schärfere Abgrenzungen zwischen den einzelnen Theilen und lässt sich nur soviel ersehen, dass die Intercruralanlage bei Fröschen, Stören, Cyclostomen etwa der Länge eines Quadranten des Eimeridians gleichkomme, während die beiden Schlussbogen zusammen gleichfalls die Längenausdehnung eines Quadranten einnehmen. Und wiederum lässt sich auch von den übrigen Gruppen behaupten, das Gebiet der Schlussbogen nehme etwa die Hälfte bis zu einem Drittel der gesammten Embryonalanlage ein.

Fasst man aber die einzelnen Praecessionsformen, und damit auch die Intercruralanlage, genauer in das Auge und beurtheilt sie nicht blos nach der äusseren Erscheinung sondern ihrem inneren Wesen, so gab schon das Ziel, welches die einzelnen Praecessionsformen erreichen, einen bestimmten Hinweis für die Beurtheilung des Processes selbst. Aber auch die directe Beobachtung zeigt deutlich eine innere Einheit bei äusserer Verschiedenheit oder eine Einheit anderer Art, als sie äusserlich zum Ausdruck zu gelangen scheint. Welcher bedeutende Unterschied tritt der oberflächlichen Betrachtung entgegen zwischen der bogenförmigen und longitudinalen Praecessionsform! Und dennoch bildet einmal die letztere den Abschluss auch der anfänglich bogenförmigen Praecessionsformen; andererseits hat sich z. B. bei den Knochenfischen die scheinbar vorhandene bogenförmige Praecessionsform geradezu als eine verdeckt ablaufende longitudinale herausgestellt und erinnere ich hier an die Beurtheilung von Fig. 19 und 21, deren letztere einen Hemididymus, d. i. einen Embryo darstellt, dessen Keimringe nicht zur Vereinigung gelangt sind. Ihnen schlossen sich zunächst Haie und Störe an.

Longitudinale und bogenförmige Praecession, als die beiden äusserlichen Extreme, zeigen sich weiterhin mit einander verbunden durch eine Zwischenform, die winkelige Praecession, welche bei den Neunaugen hervortrat und sich alsbald aus der bogenförmigen entwickelte. Man hat nur nöthig, eine grössere Reihe der durch diese Form des Vorrückens gebildeten Winkel, wie dieselben mit dem weiteren Fortschritt der Umwachsung aufeinanderfolgen, in der Weise aufzutragen, dass die Spitzen auf eine gerade Linie fallen und die Schenkel der Winkel die natürliche Lagerung erhalten. So sehen wir deutlich ein seitliches Zusammenrücken von Zellenmassen, welches der longitudinalen Praecessionsform entspricht. In Fig. 6, 7 und 8 sind drei solcher Winkel gezeichnet, welche aus dem Bogen der Fig. 5 hervorgehen.

Beim Frosch kommt es erst ganz am Ende der Umwachsungsperiode zur Ausbildung eines Winkels und einer Längsnaht, während zuvor ein bogenförmiges Vorrücken statt hat. Man wird nun versucht sein, den in Betracht kommenden Substanzbogen in seiner Wirkung bei weiterem Vorrücken nicht anders aufzufassen, denn als einen stark ausgerundeten Winkel, der ja schliesslich wirklich mehr und mehr sich zuspitzt. Trotz bogenförmigen Vorrückens erhalten wir damit ein nach der Medianlinie gerichtetes Zusammentreten seitlich im Keimring gelegener Zellenmassen, ein Verhalten, das sich bekanntlich im mesodermalen Antheil des Keimrings deutlich ausspricht, ohne dass eine mediane Naht zur Ausbildung gelangt.

Was endlich das bogenförmige Vorrücken des Keimrings des Hühnchens betrifft, so ist für das Zustandekommen einer Homologie durchaus nicht nothwendig, dass der äusserste Saum des Keimrings in den embryonalen Leib einrücke: es genügt, dass ein an die Area lucida anstossender Theil des Keimrings diese Leistung übernimmt; und es ist überraschend genug, nicht allein die Bilateralität dieses Einrückens, sondern auch nahezu vollständig die Ausdehnung der Leibesregion gewahrt zu finden, welche der Keimring zu liefern hat, da ja der gesammte hinter dem Halse gelegene Rumpftheil seinen Ursprung aus dem Keimringe herleitet: jener wichtige embryoplastische Theil des Keimrings ist oben mit dem Ausdruck Randplatte des Primitivstreifens bezeichnet worden. Bei genauer Zählung der Urwirbel ergab sich sogar, dass nur 5—7 Halswirbel der ursprünglichen Area lucida angehören. Die früher erwähnte Randkerbe, obwohl die sie zunächst umgebende Substanz in den embryonalen Leib nicht aufgenommen wird, ähnelt dennoch der Randkerbe der Haie und Cyclostomen. Wie während und durch den Ablauf der Praecession sämmtliche übrigen Eier allmälig an Länge gewinnen, so auch die Keimscheibe des Hühnchens mit der allmäligen Ausbildung der hinteren Embryonalanlage: sie wird stärker oval, als sie vorher war.

Dasselbe conjunctive Moment, welches zur Darstellung der definitiven Embryonalanlage der Wirbelthiere führt, hat mit der Erreichung dieses Zieles noch nicht seinen Abschluss gefunden, sondern es wirkt fort. Die folgende Erhebung der Seitentheile der Medullarplatten, ihr Verschluss, die Bildung des Amnion, wo ein solches vorkommt, sind ein weiterer Ausdruck seiner Thätigkeit.

Merkwürdig ist, dass die beschriebene Conjunction hervorgeht auf Grundlage eines voraufgehenden Auseinanderweichens, einer Dispulsion der Zellen des durchfurchten Keimes: letztere spricht sich aus in

der Bildung einer Furchungshöhle, in der Bildung eines gewulsteten Keimrings und eines dünnen von ihm umfassten Keimtheiles, in welchen der vordere Schlussbogen hineinragt. Die genannte Dispulsion würde zu einer Conjunction führen müssen schon allein deshalb, weil die Ausbreitung nicht über eine Ebene, sondern über eine Kugeloberfläche zu erfolgen hat. In Wirklichkeit erfährt der conjunctive Vorgang dadurch eine Abänderung, dass ein bestimmter Bezirk des Keimzellenlagers als fester Punkt auftritt, um welchen nach rückwärts die übrigen Zellenmassen symmetrisch zusammentreten. Durch jenen Bezirk der vorderen Embryonalanlage ist von Anfang an die Nothwendigkeit gegeben, dass und in welcher Weise aus der vorhandenen Dispulsion eine schliessliche Conjunction hervorgehe.

Muss man den Vorgang, welcher die totale Embryonalanlage zum Ergebniss hat, als auf einer Conjunction (Synzygie) der Keimringe beruhend erklären, so ist das Embryonalstadium, welches begrenzt wird von dem Beginn und dem Ende der definitiven Anlage des embryonalen Leibes ein so wichtiges und wohlumschriebenes, dass es eine besondere Unterscheidung verdient; es ist das Neurulastadium[1]), dem Gastrulastadium als unmittelbares und natürliches Folgeglied gegenüberzustellen. Ein Embryo, der sich in jenem, aus der Gastrula hervorgehenden Folgestadium befindet, ist eine Neurula. Sie beginnt aus der Gastrula mit der Bildung der Keimringe und vorderen Embryonalanlagen und endigt mit der Erhebung und Verschliessung der Medullarplatten.

Ist man so weit gelangt, wahrzunehmen, dass keine von den Wirbelthierabtheilungen, deren Entwicklungsgeschichte wir kennen, sich der Ausbildung einer Neurula entziehe, so könnte es fraglich erscheinen, welche von den beiden Formen der Neurulation, die partiell disjunctive oder die partiell conjunctive Form, als die ursprüngliche zu betrachten sei. Bei genauerer Erwägung wird man den ganzen Unterschied nur als einen graduellen anerkennen, denn die Conjunction enthält das Princip. Im Uebrigen kann man geneigt sein, in der Neurulation des Amphioxus den ursprünglichen Modus zu erblicken. Welche Gruppen der Wirbellosen, und in welcher Weise sich dieselben anschliessen, ist bereits an anderer Stelle dargelegt worden.

---

1) Meines Wissens wurde dieses Wort zuerst von *G. Jäger* verwendet, doch in abweichendem Sinne.

II. Pluriradiale Entwicklung.

Es möchte auf den ersten Blick vielleicht einem ganz fremden Gebiete angehörig und mit dem in dieser Schrift abzuhandelnden Gegenstand gar nicht zusammenhängend erscheinen, nicht etwa radiärsymmetrische Entwicklungsformen von Wirbellosen, sondern die Pathologie des Primitivstreifens der Wirbelthiere unmittelbar an die normale Entwicklungsgeschichte desselben anzureihen. Und dennoch ist der Zusammenhang des im Folgenden zu überschauenden Entwicklungsfeldes mit dem vorausgehend betrachteten ein so inniger, dass beide sich füglich mit guten Gründen gar nicht von einander trennen lassen. Die folgende Auseinandersetzung wird durch sich selbst diese Annahme rechtfertigen.

Es sind die Mehrfachbildungen, die Doppel- und Tripelmonstra, welche sich unmittelbar hier anschliessen.

Wohl verhalten sich dieselben wie die Ausnahme zu der Regel. Aber wenn schon diejenigen Monstra in neuerer Zeit ein gesteigertes Interesse für sich in Anspruch nehmen konnten, deren Grundzug durch eine Hemmung der normalen Entwicklung, durch ein partielles Zurückbleiben auf früherer Entwicklungsstufe gekennzeichnet ist, so dürften die Mehrfachbildungen noch in höherem Grade geeignet sein, Interesse zu erwecken. Vielleicht allzusehr hat sich die Aufmerksamkeit von diesen seltsamen Bildungen abgewendet; wohl weil man sie für so sehr abweichende Bildungen hielt, dass sie für die Untersuchung der Norm von keinem Belange mehr erschienen; oder weil die Erklärungsversuche sich daran erschöpft hatten. Die intensiven Beziehungen nachzuweisen, welche die Frage der mehrfachen Wirbelthiermonstra nicht allein für die richtige Auffassung der Norm, sondern überhaupt zu gewissen grossen Fragen allgemeinerer Art besitzt, bildet die Aufgabe des Folgenden.

Für mich selbst bildete ein Doppelhühnchen, das ich schon seit einigen Jahren besitze, sowie die Beobachtung von vier Forellenembryonen mit mehr oder weniger weitgehender Axenduplicität den nächsten

Anlass, dieses Gebiet zum Ausgangspunkt einer Untersuchung zu machen. Die wesentlichen speciellen und allgemeinen Ergebnisse derselben sind an anderem Ort veröffentlicht worden [1]). In Bezug auf die ausführliche Beschreibung jener Doppel-Embryonen, die zum Theil an Schnitten auf ihre genaueren Verhältnisse geprüft werden konnten; in Bezug auf eine Zusammenstellung der wichtigsten Mehrfachbildungen, die bisher bekannt geworden sind, in Bezug auf eine ausführlichere Darstellung der bisher über diese Bildungen zu Tage getretenen Theorien kann ich auf jene Publication verweisen und mich in dieser Richtung hier also sehr kurz fassen. Es handelt sich hier mehr darum, an einer einzigen bestimmten Gruppe ein genau zu bespreehendes Beispiel der Aufmerksamkeit zu empfehlen, als sämmtliche Wirbelthierabtheilungen, in welchen bisher Monstra der genannten Art bekannt geworden sind, im Einzelnen zu durchmustern. Von der einen Reihe aus gelingt es dann leicht, auf die übrigen gleichsam als wohlbekannte Gebilde hinzublicken, insoweit die normale Entwicklungsgeschichte derselben, als die Grundlage aller pathologischen Entwicklung, genügend bekannt ist. Jene hier genauer zu betrachtenden Monstra sind solche von Knochenfischen.

Was man über Mehrfachbildungen überhaupt gedacht hat, darüber gibt folgende Zusammenstellung einen kurzen Ueberblick.

Schon *Aristoteles* [2]) kannte und unterschied Monstra, an welchen Etwas fehlt oder Etwas zu viel ist. Doppelbildungen liess er aus verwachsenen Keimen hervorgehen. *C. Fr. Wolff* [3]) deducirte die Doppelbildungen aus einer abweichenden Thätigkeit der Vegetationskraft und unterscheidet von ihnen verwachsene Individuen. Auch *Blumenbach* [4]) erklärt sie aus einer Abweichung des Bildungstriebes und *Meckel* [5]) aus zu grosser Energie der bildenden Kraft. Dagegen bestreitet *Meckel* die von *Lemery* [6]) zuerst mit wissenschaftlichen Waffen vertheidigte Theorie, dass Doppelbildungen aus Verschmelzung zweier normaler Eier und Embryonen hervorgehen. Beide *Geoffroy St. Hilaire* [7]) hinwieder suchen alle Monstra als aus mechanischen Einflüssen

1) Die Theorien der excessiven Monstra, in *Virchow's* Archiv für pathol. Anatomie Bd. 71, Heft 1. Mit 4 Tafeln.

2) Ueber Zeugung und Entwicklung der Thiere. Ausgabe von *Aubert* und *Wimmer*.

3) De ortu monstrorum. Novi commentarii petropolitani. T. XVII.

4) Ueber den Bildungstrieb.

5) Pathologische Anatomie, Leipzig 1812 u. 1816. — De duplicitate monstrosa.

6) Mémoires de l'Acad. des sciences, 1738.

7) Philosophie anatomique, Paris 1822. — Histoire générale des anomalies de l'organisation, Paris 1832.

hervorgehend zu erklären. Eher bemerkenswerth ist ihr Versuch, die Monstra als organische Wesen eigener Art zu betrachten und sie demgemäss in verschiedenen Ordnungen, Familien, Genera und Species einzutheilen.

Bischoff[1]) erkennt in einer ursprünglich abweichenden Bildung des Eies die Ursache der vollkommneren Doppelbildungen: desgleichen in der ungewöhnlich energischen Entwicklung eines ursprünglich einfachen Keims. Aehnlich *Joh. Müller*[2]): die Keime höherer Thiere sind nach ihm so lange theilbar und regenerationsfähig, als sie noch aus einer homogenen Substanz bestehen, welche die Kraft zur individuellen Organisation noch in allen Theilen gleich enthält.

Leuckart[3]), ausser den Wirbellosen auch die Monstra von Pflanzen und Krystallen berücksichtigend, vertheidigt die Ansicht, dass Mehrfachbildungen nicht aus einem doppelten, getrennten Keime hervorgehen, sondern durch Spaltung eines einzigen. Die Neigung zur Spaltung ist in allzu grossem Wachsthum enthalten. Den Foetus in foetu, welchen *Meckel* als zeugungsartiges Doppelsein, *Bischoff* als aus einem Ovum in ovo hervorgegangen auffasst, glaubt er durch Sprossenbildung erklären zu sollen. Jenachdem die Spaltung des Keims vorn, hinten oder ganz durchgreift, entstehen die verschiedenen Formen der Doppelbildungen.

Allen Thomson[4]) gibt an, dass bisweilen 2 Cicatriculae auf einem Dotter (des Hühnchens) gesehen worden seien. Gleiches will *Panum*[5]) und *Dareste*[6]) gesehen haben. *Meckel v. Hemsbach*[7]), *Barkow*[8]) halten an der Verschmelzung zweier Eier fest, während *D'Alton*[9]) zwar der monovistischen Theorie sich zuneigt, aber nicht blos den vollkommneren Graden der Verdoppelung, sondern jeder Verdoppelung z. B. der Gliedmassen vollständig doppelte Primitivanlagen zu Grunde liegend erachtet. *Valentin*[10]), Spaltung eines einzigen Keims für die Ursache erachtend, glaubt selbst durch künstliche Spaltung von Hühnerembryonen Doppelheit erzeugen zu können.

---

1) *R. Wagner's* Handwörterbuch der Physiologie, Artikel Missbildungen.

2) Lehrbuch der Physiologie.

3) De monstris eorumque ortu et causis, Gottingae 1845.

4) The London and Edinburgh monthly Journal 1844.

5) Untersuchungen über die Entstehung von Missbildungen.

6) Archives de Zoologie expérimentale par *Lacaze-Duthiers*. T. III, 1874.

7) Ueber die Verhältnisse des Geschlechts, *Müller's* Archiv 1850.

8) Monstra animalium duplicia.

9) De monstr. dupl. origine, Halis 1849; und De monstris, quibus extremitates superfluae sunt, Halis 1853.

10) *Valentin's* Repertorium Bd. II. — Ueber die Entwicklung der Doppelmissgeburten, Archiv für Heilkunde, 1851.

Die Anlage beider Körperaxen glaubt *B. Schultze*[1]) weder in einer Spaltung noch Sprossenbildung erkennen zu sollen, sondern er hält dieselbe für ursprünglich und gleichzeitig erfolgend. Die Bedingungen hierzu müssen schon vor der Bildung des Fruchthofes vorhanden sein; es sind abnorme Eierstockseier, in welchen diese Bedingungen zu suchen sind. Wie früher *Simpson* vom Keimfleck, so glaubt *Schultze*, dass ein doppeltes Keimbläschen solche Eier auszeichne. Inclusion erfolgt durch Ueberwältigung eines zurückbleibenden durch den normalen Embryo einer Doppelbildung.

Reichert[2]) und seine Schüler vertheidigen die Auffassung *Meckel's*, indem sie die Entstehung der Doppelmonstra durch ein Selbständigwerden der beiden Hälften des bilateral-symmetrisch angelegten Wirbelthierkörpers vor sich gehen lassen. *Reichert* scheidet alle Doppelbildungen in solche, bei welchen eine Keimspaltung in der Längsaxe und in solche, bei deren Entstehung eine Keimspaltung in der Queraxe vorausgesetzt werden muss. Die Spaltung wird in die Zeit nach der Furchung versetzt.

Foerster[3]) kennt nur eine Längsspaltung und widerspricht der Möglichkeit einer Querspaltung, dahin gerechnete Fälle für höhere Grade der Längsspaltung erklärend. Das Missliche einer Quertheilung suchen *Scheuthauer*[4]), *Dittmer*[5]) und *Ahlfeld*[6]) dadurch zu beseitigen, dass sie Drehungen des gespaltenen Keims auf der Keimscheibe befürworten.

Den Doppelbildungen stellte schon früher *Rindfleisch*[7]) organopoëtische Geschwulstbildungen gegenüber, sich der Meckel'schen Ansicht anschliessend, dass von einem einfachen Foetus eine Neubildung ausgeht. Hypophyse und Steissdrüse sind die Organe, von welchen solche Neoplasien mit chaotischer Neubildung aller Gewebe stattfinden können.

Nach *Bruch*[8]) beruhen die Mehrfachbildungen auf der Theilbarkeit des thierischen Organismus, die bei niederen Thieren beständig, bei höhe-

---

1) Ueber anomale Duplicität der Axenorgane. *Virchow's* Archiv Bd. 7, 1854.

2) *Reichert's* Archiv 1864.

3) Die Missbildungen des Menschen.

4) Pesther med. chir. Presse 1874.

5) Zur Lehre von den Doppelmissgeburten, Diss. 1874; und *Reichert's* Archiv 1875.

6) Beiträge zur Lehre von den Zwillingen. Archiv für Gynaekologie 1874 u. 1875.

7) Ein Fall von Foetus in foetu. *Virchow's* Archiv Bd. 30.

8) Ueber Dreifachbildungen. Jenaische Zeitschrift Bd. 7, Heft 2.

ren vom Momente der Befruchtung an bis zur Entstehung der ersten Körperanlage gegeben sei.

Auch *Virchow*[1] schliesst sich der Theorie der Theilung an. Er gedenkt dabei der Beobachtung *Gegenbaur's*[2] an einer Limax-Doppelbildung. Die zahlreichsten Beobachtungen über Mehrfachbildungen machte schon vor einer grösseren Reihe von Jahren, 1852—55, *Lereboullet*[3] an Hechteiern. Er theilt die von ihm gesehenen Kategorien in 7 Kategorien, von welchen 5 auf unseren Gegenstand Bezug haben, deren eine schon oben (Seite 17) geschildert und Seite 18 Fig. 21 abgebildet worden ist. Dies ist indessen keine Doppelbildung, sondern eine Hemmungsbildung, ein Hemididymus.

Alle jene Kategorien von Monstris erklärt *Lereboullet* als unmittelbar hervorgegangen aus Modificationen seines Bourrelet embryogène. Statt einer einzigen Embryonalanlage entwickelt derselbe deren zwei, die mehr oder weniger von einander entfernt sind. Beide Anlagen können gleich von Anfang an mit einander verschmolzen sein, oder es kann eine ungewöhnlich breite Anlage sich entwickeln, in welcher sich 2 Chorden entwickeln. Eine getrennte und verschmolzene Anlage kann auch zugleich vorkommen: dann erhalten wir Tripelembryonen. In anderen Fällen könne der Keimring selbst theilnehmen an der weiteren Bildung des embryonalen Körpers: hier entwickelt sich der Primitivstreifen nicht, man sieht nur eine sehr kurze Anlage, die sich nicht verlängert: Hier tritt der Keimring vicarirend ein und bildet Zwillinge mit einem Kopf und Schweif und 2 Körpern (unsre Hemididymi). Der Keimring ist zu betrachten als eine Anhäufung, ein Magazin organisatorischer Lebenselemente, der Ausgangspunkt aller Embryonalbildungen, der regelmässigen wie der unregelmässigen und darum embryogener Wulst zu nennen (a. a. O. S. 256).

Nach Beobachtungen von *Oellacher*[4] an Salblingembryonen leitet derselbe die Doppelbildungen ab von der Theilung des Keims durch eine von unten nach aufwärts wirkende Gewalt und findet letztere in vorspringender Dottermasse. Jenachdem der Durchbruch in longitudinaler und verticaler Richtung vorn oder rückwärts oder in der Mitte der

---

1) Berliner klin. Wochenschrift 1870, Nr. 13 u. 14; und 1873 Nr. 9.

2) Würzburger med. Zeitschrift Bd. II.

3) Recherches sur les monstruosités du brochet. Ann. des sc. nat. IV. Série, Zoologie 1863.

4) Terata mesodidyma von Salmo salvelinus. Berichte der kais. Akad der Wiss. zu Wien. 1873. Math.-nat. Klasse.

Embryonalanlage statt hat, würde nach *Oellacher* eine, vorn oder hinten, oder an beiden Enden, oder in der Mitte doppelte Bildung hervorgehen.

Nach meinen eigenen Erfahrungen nun kommt *Lereboullet* der Wahrheit am nächsten, wenn er auch in Einzelnheiten irrte. Dieselbe Form kehrt selbst bei den Haien, Vögeln und den Batrachiern wieder, von welchen allein frühe Stufen von Doppelbildungen bekannt geworden sind. Man kann die Art und Weise, in welcher diese Mehrfachbildungen entstehen, die Form der Radiation nennen, die für diese Form eintretende Theorie die Radiationstheorie der Mehrfachbildungen.

Wie normal, nach geschehener Furchung mit der Ausbildung eines dünnen Mittelfeldes und eines Keimringes eine vordere Embryonalanlage an letzterem in die Erscheinung tritt, um welche der gesammte Keimring nach rückwärts allmälig sich anschliesst, so treten im Falle von Mehrfachbildung mit der Ausbildung des dünnen Mittelfeldes und des Keimringes zwei oder mehr vordere Embryonalanlagen an letzterem hervor: um sie schliesst sich der einfache Keimring nach rückwärts zusammen.

Kürzer und mehr bildlich könnte man sich folgendermassen ausdrücken: Wie normal die vordere Embryonalanlage als ein Vorstoss des Keimringes auftritt, so gelangen bei Mehrfachbildungen mehrfache solche Vorstösse zur Ausbildung.

Bei letzterer Fassung ist nur zu bemerken, dass mit dem Ausdruck Vorstoss des Keimringes nicht gesagt werden wolle, der Keimring sende die vorderen Embryonalanlagen activ in das helle Mittelfeld hinein; dies wurde schon bei Betrachtung der normalen Entwicklung zurückgewiesen; sondern die Verdickung am Keimring, die als vordere Embryonalanlage auftritt, ist sofort mit der Ausbreitung des durchfurchten Keims in ein dünnes Mittelfeld und einen Keimring gegeben; so dass in Wirklichkeit eher an das Umgekehrte eines Vorstosses zu denken ist. Der letztere Ausdruck bezieht sich also nicht auf die Entstehung der vorderen Embryonalanlagen, sondern einfach auf ihre Lage an und ihren Zusammenhang mit dem Keimring, an dem sie gewissermassen Vorsprünge, Vorstösse bilden.

1) Axenstellung.

Jene doppelten oder überhaupt mehrfachen vorderen Embryonalanlagen können nahe bei einander liegen oder entfernter voneinander; bei Doppelbildungen selbst an entgegengesetzten Enden des Keimrings.

In letzterem Fall kommen ihre beiden Längsaxen auf einen einzigen Meridian des Blastodermgewölbes zu liegen und stehen in einem Winkel von 180° auseinander. Die Längsaxen können jedoch auch in andern Winkeln zu einander stehen; welche Winkel mit Vorliebe von den Mehrfachbildungen gewählt werden, lässt sich bis jetzt bei dem noch seltenen vorliegenden Material nicht mit Sicherheit bestimmen. Die beiden vorderen Embryonalanlagen von Doppelbildungen können sich selbst so nahe liegen, dass sie direct miteinander zusammenhängen; ja es ist gewiss, dass die vorderen Embryonalanlagen nicht einmal in toto doppelt vorhanden sein müssen, sondern dass in manchen Fällen nur ihre vorderen Enden selbst doppelt sind, während weiter nach rückwärts ein allmäliger Uebergang in die einfache Anlage erfolgt. Liegen die vorderen Embryonalanlagen nicht in einer solchen gegenseitigen Nähe, dass sie unmittelbar einander stören, so werden nothwendig ihre Längsaxen mit Meridianen zusammenfallen müssen, sei es bei Doppel- sei es bei Mehrfachbildungen. In denjenigen Fällen dagegen, in welchen die vorderen Embryonalanlagen direct mit einander zusammenhängen, scheint eine Ausnahme von dieser Axenstellung stattzufinden: die Axen liegen hier nicht mehr in Meridianen, sondern divergiren mit ihren vorderen Enden beträchtlich. Was die meridiane Einstellung der Axen in allen übrigen Fällen betrifft, in welchen die vorderen Embryonalanlagen genügend weit voneinander entfernt liegen, um sich nicht zu stören, so hängt Divergenz oder Convergenz selbstverständlich allein von dem Umstande ab, ob ihre vorderen Enden aufwärts vom Eiäquator liegen oder nicht. Die meridiane Lage der Axen ergibt zugleich, dass sie auf dem Keimring und Urmund senkrecht stehen. Dasselbe gilt ja auch für die einfache vordere Embryonalanlage. Da bei Mehrfachbildungen die Axen der vorderen Embryonalanlagen in Meridianen verlaufen, so bezieht sich der oben gewählte Ausdruck Radiation nicht auf die Lage der Axen der Embryonalanlagen, sondern auf deren Häufigkeit, indem sie der ganzen Bildung ein zwei-, drei- oder mehrstrahliges Ansehen verleihen. Vergl. S. 73 u. 83, Fig. 28, 30, 31.

Aus demselben Lagerungsverhältniss der Axen der Mehrfachbildungen ergibt sich auch, dass die Köpfe mit ihren vorderen Enden gegen den oberen Eipol gerichtet sind und sich vom Urmund abwenden.

Die grösste bisher bekannt gewordene Zahl vorderer Embryonalanlagen bei gemeinschaftlichem Keimring betrug drei. Sie ist von *Lereboullet* am Hecht beobachtet worden. Ob sich deren mehr als drei noch einmal werden finden lassen, kann von vornherein nicht entschieden werden, indessen ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

Es lässt sich nun leicht bestimmen, in welcher Gestalt eine doppelte vordere Embryonalanlage z. B. bei den Fröschen, Ganoiden, Cyclostomen auftreten werde, bei welchen sie bis jetzt noch nicht beobachtet worden ist. Statt eines einzigen Vorsprunges gegen den oberen Pol werden in den Figuren 13, 11, 6 deren zwei anzubringen sein. Es ergibt sich dabei auch sofort, dass der Platz für eine zweite Anlage bei allen diesen Formen sehr beschränkt ist und dass Eier dieser Beschaffenheit ausserordentlich wenig dazu geeignet sind, Doppelbildungen nicht sowohl anzulegen, als vielmehr zu irgend einer vorgeschritteneren Stufe der Entwicklung zu bringen. Hieraus erklärt sich leicht, dass Frösche mit vorderer Axenduplicität auf späteren Entwicklungsstufen schwer wahrzunehmen sein werden, da Störungen im weiteren Wachsthum nothwendig schon in allererster Zeit eintreten müssen und das Absterben erfolgen wird. Absterbende oder vielmehr abgestorbene Eier pflegen aber bei Bebrütungen naturgemäss alsbald von den übrigen nicht allein gesondert, sondern auch ohne weitere Untersuchung beseitigt zu werden. Es ist denkbar, dass bei grösserer Berücksichtigung selbst abgestorbener Eier hie und da eine Doppelbildung aufgefunden werden möchte.

2) Fortschritt der Entwicklung.

Aus allen jenen Fällen, in welchen normal der gesammte Keimring zur Bildung eines einzigen Embryo verwendet wird, wie bei den Knochenfischen, Stören, Batrachiern, Cyclostomen, ergibt sich ohne Weiteres und am Auffallendsten, dass bei jeder Doppelbildung die eine Embryonalanlage gegenüber der anderen als eine entziehende erscheine. Dies ist minder in die Augen fallend bei den übrigen Abtheilungen, die nur eine partielle Aufbrauchung des Keimringes vollziehen, wie sich schon von selbst verstehen dürfte. Für alle aber gilt, dass die fernere Gestaltung und gegenseitige Bezugnahme beider Anlagen einer Doppelbildung (die wir als die einfachere hier benutzen können) sehr verschieden ausfallen müsse nach den Raumverhältnissen des Eies und jenen der Anlagen selbst. Sowohl jene als diese zeigen die bedeutendsten Abweichungen bei den verschiedenen Abtheilungen und in diesem Umstande ist es zumeist auch begründet, dass die bestehenden wesentlichen Aehnlichkeiten weniger bemerkt werden konnten.

Dies bringt lebhaft eine schon von *Hunter* [1]) gemachte Angabe zur

---

1) Bemerkungen über die thierische Oekonomie. Herausgegeben von *Scheller*, Braunschweig 1802.

Erinnerung, dass jeder Thierart eine eigene Art von Missbildungen besonders eigenthümlich sei. Insoweit diese Angabe Wahres enthält, lässt sich die veranlassende Ursache wesentlich auf die soeben angedeuteten Unterschiede in der normalen Entwicklung zurückführen. Die verschiedenen räumlichen Beziehungen zwischen Ei und Embryonalanlage, die Verschiedenheit in dem Maasse der Verwendung des Keimringes für die Embryonalanlage, das Vorhandensein totaler oder partieller Furchung, diese Verhältnisse sind es, welche die wesentlichen Unterschiede auch der Mehrfachbildungen der verschiedenen Wirbelthierabtheilungen bedingen, ohne dass das Wesen der Mehrfachbildungen dabei eine Aenderung erleidet.

Doch kehren wir zu den Knochenfischen zurück und denken uns an einem grösseren Knochenfische, etwa dem einer Forelle oder eines Salmens, vom Keimring aus zwei gleichausgebildete vordere Embryonalanlagen in einer gegenseitigen Entfernung von 2 Millimetern in die Area lucida vorspringend. Welche Folgen werden eintreten bei weiter fortschreitender Entwicklung?

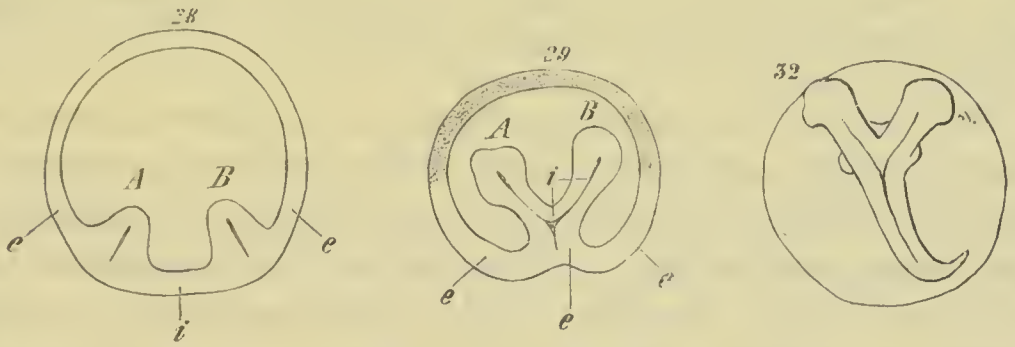

Fig. 28 und 29. Schema der Doppelbildungen der Knochenfische. Früheres und späteres Stadium. *A*, die eine, *B*, die zweite vordere Embryonalanlage; *i*, innere Zwischenstrecke, *e*, äussere Zwischenstrecke.
Fig. 32. Doppelbildung der Forelle mit bereits freiem hintern Körperende.

In Fig. 28 ist die eine vordere Embryonalanlage mit *A*, die zweite mit *B* bezeichnet. Ihre Basis grenzt an den Keimring, mit ihren vorderen Enden ragen sie in die dünne Area lucida vor. Das kleinere Verbindungsstück des Keimringes zwischen beiden vorderen Embryonalanlagen, *i*, die innere Zwischenstrecke, hat unserer Annahme zufolge eine Länge von 2 Millimetern. Der übrige, grössere Theil des Keimrings, *e*, die äussere Zwischenstrecke, verbindet die lateralen, einander abgewendeten Hälften beider vorderer Embryonalanlagen, wie die innere Zwischenstrecke die medialen, einander zugekehrten Hälften verbindet.

Bei weiterem Wachsthum ergeben sich nun höchst merkwürdige Folgen für den Gesammtcharacter der Anlage. Sie resultiren einfach aus dem normalen Bildungsgesetz.

In Folge des conjunctiven Wachsthums des Keimrings zur Bildung einer hinteren Embryonalanlage wird an jede der beiden vorderen Embryonalanlagen das zu ihren beiden Seiten gelegene Keimringgebiet allmälig herantreten. Jene Keimringstrecke von 2 Mm. Länge, die innere Zwischenstrecke *i*, wird demgemäss, einfach in Folge des Vorrückens des ganzen Keimringes über die Dotterkugel, sehr bald nicht mehr als Keimring erscheinen, sondern in die beiden Embryonalanlagen eintreten und deren einander zusehende Hälften nach hinten um 1 Mm. verlängern, soweit es auf die ursprüngliche Länge der inneren Zwischenstrecke ankommt, die ja ihrerseits indessen durch Intussusception natürlich etwas länger geworden sein oder wenigstens an Substanz zugenommen haben wird. Möglicherweise spielt auch hier Zeit und Ort des Auftretens der ersten Embryonalanlagen, ob vor oder nach der Ueberschreitung des Ei-Aequators, eine gewisse Rolle; so dass insbesondere in dem Falle eine stärkere Verlängerung der inneren Zwischenstrecke vermuthet werden darf, in welchem der Aequator vom Keimring noch nicht überschritten worden ist, während die innere Zwischenstrecke zum Anschluss gelangte; so dass bis dahin beide vordere Anlagen selbst sich etwas von einander entfernen konnten.

Sicher ist, dass die anfänglich von einander entfernten Embryonalanlagen nunmehr, nach Aufbrauchung der inneren Zwischenstrecke des Keimrings, mit ihren gegenwärtigen hinteren Enden hart nebeneinander liegen müssen und mit ihren vorderen Enden in einem gewissen, nach vorn offenen Winkel divergiren. Beide Embryonalanlagen sind also nunmehr um 1 Millimeter länger geworden. Es liegt auf der Hand, dass auch die äussere Zwischenstrecke sich um ebensoviel wie die innere an der Verlängerung beider Anlagen nach rückwärts betheiligen musste. Gerade jene Ursache der Annäherung vorher distanter Anlagen ist für das Verständniss dieser Doppelbildungen von grösster Bedeutung. Mögen die ersten Anlagen ursprünglich an nahezu diametral entgegengesetzten Stellen des Keimrings auftreten, die in diesem Falle fast gleich grosse innere und äussere Zwischenstrecke wird allmälig an die beiden embryonalen Vorderleiber herantreten und beide werden sich mehr und mehr mit ihren hinteren Enden nähern, bis schliesslich die directe Verbindung erfolgt. S. Fig. 29 auf voriger Seite.

Die äussere Zwischenstrecke des Keimrings liefert weiterhin, wenn einmal beide Embryonen, soweit sie eben jetzt schon als solche zu bezeichnen, zusammengetreten sind und von innerer Zwischenstrecke also nichts mehr vorhanden ist, den gemeinsamen Körpertheil. Dieser

Umstand tritt in Fig. 29 deutlich zu Tage, indem hier die Bildung des gemeinsamen Körpertheils gerade begonnen hat. Es ist aber begreiflich, dass die beiden Hälften der äusseren Zwischenstrecke gerade vor dem Beginn ihres Zusammentretens zur Anlage des gemeinsamen Körpertheils auf ganz besondere Verhältnisse stossen, indem hier erst eine hinter der Spitze der früheren inneren Zwischenstrecke, des jetzigen Endes der medialen Körperhälften, gelegene Lücke von etwa dreieckiger Gestalt zu überwinden, besser auszufüllen sein wird. Die betreffende Stelle ist in Fig. 29 kenntlich als Vereinigungsstelle der beiden Primitivrinnen zu einer einzigen, die in der Fortsetzung des senkrechten Striches unter *i* gelegen ist. Durch die Nothwendigkeit der Ausfüllung dieser Lücke ist vielleicht ein Moment gegeben, welches eine stärkere Divergenz der beiden Vorderleiber betrifft. Ausserdem aber auch ein Moment der Verzögerung des unmittelbar fortlaufenden ferneren Zusammentretens der beiden symmetrischen Hälften der äusseren Zwischenstrecke. Die Vereinigung erfolgt schliesslich dennoch und fliessen demgemäss, nach geschehener vollständiger Conjunction, die beiden lateralen Körperhälften der Doppelbildung nach rückwärts in ein gemeinschaftliches Körperstück von grösserer oder geringerer Länge zusammen, abhängig von dem Umstande, ob die ursprüngliche Distanz beider vorderer Embryonalanlagen eine grössere oder kleinere war.

Im Fall genau diametral entgegengesetzt auftretender vorderer Embryonalanlagen und unter der Voraussetzung genauester Gleichheit je ihrer Hälften müsste man erwarten, dass nach vollständiger Vereinigung der symmetrischen Keimringhälften Ein mittleres Leibesstück, welches in seiner ventralen Mitte das Rusconi'sche Loch besass, an beiden entgegengesetzten Enden je einen Kopf trüge. Ein solcher Fall ist noch nicht sicher beobachtet und pflegt man frühere bejahende Angaben in das Gebiet der Märchen zu verweisen. Die Möglichkeit der Entwicklung einer solchen Doppelbildung muss nichts destoweniger zugegeben werden; doch sind offenbar die Voraussetzungen, welche die praktische Ausführung bedingen, schwer zu erfüllen. Noch in allen Fällen, in welchen die vorderen Embryonalanlagen an entgegengesetzten Enden des Keimringes zu liegen geschienen hatten, fand nach einer Seite hin eine Annäherung beider Anlagen statt und die Folge war die Ausbildung eines einfachen oder selbst doppelten Schwanztheils, wenn auch nur von sehr kurzer Länge, von welchem allerdings sehr stark divergente Leiber ausgingen. Ein solcher Fall von einheitlicher Leibesmitte, mit je einer Kopfanlage an beiden Enden könnte am ehesten zur Beobachtung kommen als ein scheinbarer Hemididymus, da ein län-

geres Offenbleiben des Dotterloches, in Folge von Hemmungen wahrscheinlich und damit eine Aehnlichkeit mit jenen Bildungen gegeben wäre. Noch weniger aber als wirkliche Hemididymi würden jene besonderen Doppelbildungen irgend zu einer längeren embryonalen Lebensdauer geeignet sein und sie darum um so leichter der Aufmerksamkeit entgehen. Bezüglich der grossen Seltenheit solcher Bildungen, die jedenfalls anzunehmen ist, kann vielleicht daran erinnert werden, dass ein senkrecht stehender gerader Stab von überall gleichem Querschnitt bei centraler Belastung der Theorie nach eine Beugung nicht zeigen muss; die nothwendigen Voraussetzungen können aber weder auf Seiten der Materie des Stabes noch auf Seiten der Belastung erfüllt werden und die Biegung erfolgt, wenn anders die Belastung genügt.

Unserer Annahme, dass das gemeinschaftliche Körperstück einer Doppelbildung da beginnen müsse, wo die innere Zwischenstrecke des Keimrings aufhört, scheint zu widersprechen, dass Doppelbildungen mit sehr geringer vorderer Spaltung, bei welcher die vorderen Embryonalanlagen sogar von ihrem ersten Auftreten an miteinander verbunden waren, nichtsdestoweniger eine sehr weit gehende theilweise Verdoppelung oder Verdoppelungsspuren zeigen können, die sich selbst bis in das hintere Leibesende hinein erstrecken. Ich selbst habe zwei derartige Fälle abgebildet und genauer untersucht. Man würde aber mit grossem Unrecht hieraus folgern wollen, dass denn doch vielleicht eine Verwachsung vorher getrennter Embryonen in solchen Fällen stattgefunden haben müsse, dass die hier sogenannte vordere Embryonalanlage gleich den ganzen Embryo in sich enthalte, der sich aus ihr selbst allmälig entwickle. Nichts wäre verfehlter. Diese Verhältnisse erklären sich vielmehr viel einfacher in der Weise, dass bei dem Vorhandensein zweier vorderer Embryonalanlagen, seien diese enger miteinander verbunden oder weiter voneinander entfernt, mit dem Verschwinden der inneren Zwischenstrecke oder schon in vorausgehender Zeit, leicht Hemmungen für den unmittelbaren weiteren Anschluss der äusseren Zwischenstrecke, zur Bildung eines gemeinsamen Körpertheils, eintreten, worauf schon oben kurz hingewiesen worden ist. In dieser Beziehung ist hier noch das Folgende zu bemerken.

Schon bei normaler Entwicklung ist es die vordere Embryonalanlage, welche mit Beziehung auf die Dotterumwachsung des übrigen Keimringes als eine gehemmte, oder vielmehr in Folge ihrer Masse sich selbst hemmende Stelle des ganzen Keims betrachtet werden muss. Sie behauptet ja, nachdem einmal das excentrische Auseinanderweichen der Zellenmassen des durchfurchten Keimes in eine theil-

weise dünne, theilweise, soweit eben die vordere Embryonalanlage betroffen ist, dickere Area lucida und in einen Keimring stattgefunden hat, ihre Lage unverrückt bei, während die übrigen Theile des Keimrings bilateral-symmetrisch zurückweichen und um so grössere Bahnen über die Dotterkugel beschreiben, je weiter sie von der vorderen Embryonalanlage abstehen.

Bei anomaler Bildung von zwei vorderen Embryonalanlagen ist eine zweite solche gehemmte Stelle am Keimring gegeben; aber nicht blos dies, sondern auch die nächste Umgebung, die angrenzenden Strecken des Keimrings werden in grössere Hemmung versetzt werden, als denselben Strecken ohne eine zweite vordere Embryonalanlage zugekommen wäre.

Ein besonderer Ort, an welchem der weitere Anschluss der äusseren Zwischenstrecke zur Bildung des gemeinsamen Körpertheils verzögert werden kann, wurde kurz zuvor angegeben; er befindet sich im Grunde des Divergenzwinkels beider Vorderleiber und ist zeitlich bestimmt durch die Aufbrauchung der inneren Zwischenstrecke zur Bildung der medialen Körperhälften. Nicht allein bei doppelten vorderen Anlagen können indessen Hemmungen des Anschlusses der symmetrischen Keimringhälften erfolgen, sondern auch bei einfacher Anlage und ist hier eine Reihe von Ursachen denkbar, die bei Doppelbildungen gleichfalls oder verstärkt zur Wirkung gelangen können.

In Folge solcher zeitlichen Hemmungen des Anschlusses nun wird das Wachsthum der äusseren Zwischenstrecke des Keimringes ebensowenig sistirt, als die Differenzirung innerhalb der Substanz derselben: Zellvermehrung, Vergrösserung junger Zellen, Differenzirung laufen daselbst ununterbrochen fort, ob der Anschluss ihrer symmetrischen Hälften aneinander zur richtigen Zeit erfolgt oder versäumt wird und ist in der That kein Grund vorhanden, anzunehmen, jene Processe seien erst durch den Anschluss möglich. Jede Hälfte wird dementsprechend zu einer gewissen Zeit ihrer eigenen Ausbildung auch vor ihrer Vereinigung mit der entsprechenden anderen Hälfte eine halbe Chorda, eine Seitenhälfte des Markes, ja schliesslich auch des Darmes u. s. w. zur Entwicklung bringen, eine Urnieren-, Eierstocksanlage wird erfolgen können. Erfolgt die Vereinigung sehr spät oder überhaupt nicht mehr, so wird die selbständige Ausbildung der nicht vereinigten Hälften der äusseren Zwischenstrecke den höchsten Grad erreichen, ohne übrigens je in irgend einem Falle die normale Beschaffenheit eines regelmässigen Embryo zu erreichen. Ueberall sind es nur zu einem gewissen Abschluss gebrachte Hälften, in Folge einer Art von Heilungspro-

cess zu Stande gekommen. Dauert die Verzögerung des Anschlusses beider Hälften der äusseren Zwischenstrecke an den Doppelkörper nur kürzere Zeit, so werden die Spuren der Hemididymie in dem gemeinschaftlichen Leibestheil nur in geringerem Grade sich ausprägen, der Anschein einer den ganzen Körper einnehmenden theilweisen Verdoppelung wird alsdann geringer sein. Er wird also stärker oder schwächer ausgeprägt, auf kürzern oder längern Strecken sich in dem gemeinschaftlichen Leibestheil vorfinden müssen, je nach der längeren oder kürzeren Dauer der Verzögerung des Anschlusses. Kurz in dem Keimring müssen wir, es liegen hierüber directe Beobachtungen vor (vergl. Fig. 21 Seite 18), nicht blos ein intussusceptionelles, sondern auch ein organologisches Wachsthum annehmen; die Ursache des letzteren kann nicht in dem Anschluss an die correspondirende Hälfte, sondern in den zeitlichen Bedingungen des Entwicklungsablaufs enthalten sein.

Der Anschein einer weit nach rückwärts sich erstreckenden Verdoppelung bei geringfügiger vorderer Verdoppelung widerspricht demgemäss keineswegs dem conjunctiven Bildungsmodus des gemeinschaftlichen Körpertheils einer Doppelbildung.

Wenn aber dieser Bildungsmodus der thatsächlich vorhandene ist, so müssten, alles Andere gleichgesetzt, in dem Fall einer fast den ganzen Körper einnehmenden Verdoppelung, also in dem Fall einander diametral entgegengesetzter vorderer Embryonalanlagen die beiden Embryonen der Doppelbildung zusammen ungefähr die ganze Länge eines normalen einfachen Embryo, zur Zeit des Verschlusses des Dotterloches besitzen. Der Embryo einer solchen Doppelbildung von dem genannten Stadium hat in Wirklichkeit zwar nicht die halbe Länge eines normalen, gleichalterigen; er ist aber wenigstens viel kürzer als der normale. Die Wachsthumsintensität einer Doppelbildung ist grösser als die einer Einfachbildung aber nie das Doppelte der letzteren.

Hierbei ist eine andere Betrachtung am Platze. Das Keimringgebiet, welches die zweite vordere Embryonalanlage einer Doppelbildung trägt, liegt nothwendig an einer Stelle des Keimrings, welche, wenn sie nicht die zweite vordere Embryonalanlage trüge, zu einer ganz anderen organologischen Verwendung für die normale einfache vordere Embryonalanlage gelangt wäre. Eine Stelle des Keimrings, die an der zweiten Anlage z. B. Gehirn und Augenblasen zur Entwicklung bringt, würde, wenn die zweite Anlage nicht vorhanden wäre, z. B. ein weit rückwärts gelegenes Rückenmarksstück zur Ausbildung bringen helfen müssen. Oder ein Theil des Keimringes, welcher bei der zweiten

Anlage die Kiemengegend zu entwickeln hat, würde, wenn die zweite Anlage nicht vorhanden wäre, vielleicht die Abdominalgegend zur Entwicklung bringen müssen. Hemmt eine zweite Anlage die Ausbildung derjenigen Organgruppe, deren Platz sie anomaler Weise einnimmt? Niemand wird dies annehmbar finden: wir wissen vielmehr, dass die Organgruppen, wenn auch nicht regelmässig ausgebildet sein müssen, doch zwischen beiden Embryonen regelmässig vertheilt werden. Es erhebt sich nun die Frage, welche Erscheinungsreihe wohl zu Tage treten werde, wenn man künstlich versuchte, frühzeitig eine zweite Stelle des Keimrings eines einfach angelegten normalen Keimes an der Umwachsung der Dotterkugel zu hindern.

3) Ungleiche Ausbildung.

Da bei den Knochenfischen der gesammte Keimring in die Bildung des embryonalen Leibes aufgeht, bei den Einfach- wie bei den Doppelbildungen, so erfolgt bei Doppelbildungen eine Theilung seines Gebietes zwischen den beanspruchenden Embryonen. Bei den Doppelbildungen tritt, wenn beide Embryonen sich gleichkräftig entwickeln, eine gleichmässige Theilung ein. Der Fall ist indessen nicht selten, dass die eine vordere Embryonalanlage entweder von Anfang an schwächer ausgebildet ist als die andere, oder dass die eine hinter der andern bei weiterer Entwicklung zurückbleibt, so dass die schwächere Anlage als Parasit dem überwältigenden Embryo anhängt und mehr oder weniger vollständig resorbirt wird. Ein sehr interessanter Fall dieser Art ist vor längerer Zeit von *Valentin*[1]) am Hecht während des Lebens beobachtet, beschrieben und abgebildet worden.

4) Hintere Verdoppelung.

Das Schlussstück des Keimrings, zum Theil den hinteren Schlussbogen der Medullarplatten enthaltend, bringt normal den hinteren Rumpftheil und mit ihm den Schwanz des Fisches zur Entwicklung. Wie die vordere Embryonalanlage als ein Vorstoss des Keimrings in das helle Mittelfeld der Keimhaut betrachtet worden ist, so erscheint die Ausbildung des hinteren Körpertheils als ein Vorsprung des Keimrings nach rückwärts, über das Ei hinaus, und zwar als ein rückwärts gehender Vorstoss desselben im eigentlichen Sinne. Im Gegensatz zur Verlängerung der »vorderen Embryonalanlage«, die, wie wir gesehen haben, wesentlich durch Conjunction des Keimrings erfolgt, geht die

---

1) Archiv f. physiologische Heilkunde 1851.

rasche Verlängerung des hinteren Körperabschnittes wesentlich durch ein bedeutendes intussusceptionelles Wachsthum vor sich. Die Verlängerung erfolgt dabei im normalen Falle nach einer Richtung.

In seltenen Fällen aber entwickelt sich das hintere Schlussstück des Keimrings statt nach einer, nach zwei oder selbst drei Richtungen, die im Allgemeinen der Längsaxe des Körpers entsprechend laufen und nicht in grossen Winkeln divergiren. Solche Mehrfachbildungen des hinteren Leibestheiles können sowohl an sonst einfach gebildeten Embryonen vorkommen, sind aber auch schon zu wiederholten Malen bei vorderer Verdoppelung beobachtet worden, ebenso bei Hemididymis [1].

Es scheint beinahe, als ob die Spannung, die das Schlussstück am Ende der Verwachsung zu überwinden hat, in ursächlicher Beziehung von Bedeutung sein könne; insbesondere dann, wenn auf eine stärkere vorherige Spannung mit dem endlichen Verschluss eine grosse Entspannung und damit einhergehend mehrfache Ausbiegungen des Schlussstückes zur Entwicklung kommen, an Stelle eines einfachen Bogens.

Dass die hintere Verdoppelung auch nach vorn hin ihre Rückwirkungen äussern müsse, scheint leicht begreiflich. Dass die hintere Spaltung sich weit nach vorn erstrecke, ist für sonst einfache Bildungen nicht anzunehmen. Dass bei combinirter vorderer und hinterer Verdoppelung je einmal ein Zerfallen der Doppelbildung in zwei völlig getrennte Embryonen stattfinden könne, ist gleichfalls wenig glaublich, sondern wahrscheinlicher, dass die Doppelbildungen aller Thiere, die kein Amnion entwickeln, beständig unter einander zusammenhängen, so lange ihre Lebensdauer sich erstreckt. Es müsste denn die Natur, die an Hülfsmitteln so reich ist, unter gewissen Voraussetzungen auch hier eine endliche völlige Abschnürung in bisher nicht beobachteter Weise zu Stande bringen.

5) Ursachen der Mehrfachbildungen.

Hat man sich einmal gegen die Möglichkeit einer Entstehung von Mehrfachbildung durch Zusammenwachsen getrennter Keime entschieden, so wird man entweder annehmen müssen, dass die Entwicklung von Mehrfachbildungen durch von Anfang an verwachsene Keime veranlasst werde, oder dass ein einziger Keim in zwei oder mehr Stücke sich theile, deren jedes ein mehr oder minder vollständiges Individuum

1) *Oellacher*, *Lereboullet*, a. a. O.

hervorbringt. Der Zusammenhang unter den einzelnen Keimstücken kann ein mehr oder minder beträchtlicher sein.

Im Uebrigen sahen wir die Theorien der Theilung auseinandergehen in eine Form, welche die Theilung des Keims ableitet als eine Folge übermässigen Wachsthums einer einfachen Anlage; ebendahin gehört die in einiger Beziehung hiervon verschiedene Form der Theilung durch Sprossung. Als eine sich hieran anschliessende Form der Theilung galt die Annahme der Entstehung eines Embryo innerhalb eines andern durch Zeugung. Diesen spontanen Theilungsformen steht gegenüber die durch äusseren Druck bewirkte Theilung. Mit ihrer Annahme pflegt verbunden zu sein die weitere einer Drehung der auseinander gedrängten Anlagen. Die Zeit der Theilung pflegt bei allen Formen entweder in das vor oder bald nach der Furchung gelegene Stadium gesetzt zu werden. Die Theilung wird nur selten als so tiefgreifend angenommen, dass selbst die Continuität eines oder zweier Keimblätter aufgehoben wird. Nicht in allen Fällen jedoch gilt die sich theilende Anlage als eine ursprünglich einfache, wenngleich die meisten Annahmen dahin gingen; auch diejenige Anschauung trat hervor, dass eine, anfänglich einfach scheinende, wirklich doppelte Anlage erst mit weiterem Wachsthum als doppelte erkennbar werde.

In welcher Weise nun zunächst mehrfache vordere Embryonalanlagen auftreten, in welcher Weise sodann die hintere Embryonalanlage in mehr oder weniger ausgedehnter Strecke mehrfach oder einfach sich anschliesst, ist im Vorausgehenden an derjenigen Abtheilung des Wirbelthierreiches auseinandergesetzt worden, welche bis jetzt weitaus das reichlichste thatsächliche Beobachtungsmaterial frühzeitiger Mehrfachbildungen geliefert hat, an den Knochenfischen. Inclusionsbildungen kommen hier nicht hervor und kann ich in Betreff dieser auf meine oben erwähnte Abhandlung verweisen. In welcher Weise die übrigen Wirbelthierklassen sich anschliessen, ist oben kurz erwähnt und zugleich berücksichtigt worden, wie spärlich und lückenhaft das verwendbare Material zur Zeit hier noch sei [1]).

Aber wenn uns an den Mehrfachbildungen der Knochenfische bis hinauf zum Beginn der Neurulation die Thatsachen selbst den Weg ge-

---

1) Bei dieser Gelegenheit kann ich den Wunsch nicht unterdrücken, es möchten diejenigen Beobachter, welche sich in dem Besitz von Mehrfachbildungen frühester Entwicklungsstufen befinden, sei es aus dem Reich der Wirbelthiere oder der Wirbellosen, diesen im Ganzen ja so seltenen Besitz durch genaue Abbildungen und Beschreibungen der allgemeinen Verwerthung möglichst zugänglich machen.

zeigt haben, so verlassen uns dieselben, wenn wir versuchen, die Mehrfachbildungen zurückzuverfolgen bis zur Furchung und bis zum Ei. Es ist das Gebiet der Speculation, das sich weiterhin eröffnen würde. Dieses soll nur soweit betreten werden, als es für die zukünftige Beobachtung gewinnbringend erscheinen kann.

Sämmtliche Fischeier, die Mehrfachbildungen auf dem Neurulastadium beherbergten, waren nicht grösser als gewöhnliche und unterschieden sich, abgesehen von der Mehrfachbildung selbst, in nichts Anderem von den gewöhnlichen, mit Einfachbildung versehenen; auch war der Dotter einfach. Man wird zurückschliessen dürfen, dass schon vor der Befruchtung jene Eier von den gewöhnlichen durch ihre Grösse sich nicht ausgezeichnet haben. Zweifelhaft muss es bleiben, ob nicht etwa der ungefurchte Keim jener Eier selbst etwas grösser gewesen sei als normal. Aus den vorliegenden Thatsachen darf gefolgert werden, dass, wenn der ungefurchte Keim überhaupt grösser war als ein gewöhnlicher, er letzteren nur um Weniges an Grösse übertroffen haben könne.

Da die doppelte oder mehrfache vordere Embryonalanlage zugleich mit der ersten Bildung des Keimrings, d. i. mit dem Auseinanderweichen der Furchungskugeln in einen dünneren Mittel- und einen dickeren Randtheil hervortritt, sei es an gegenüberliegenden Stellen oder in unmittelbarer gegenseitiger Nähe, so gelangen zwar die vorderen Embryonalanlagen erst um diese Entwicklungszeit zur äusseren Erscheinung, aber das Gesetz, welches diese Erscheinung hervorruft, die Kraft, welche dieser Erscheinung zu Grunde liegt, muss schon zuvor im Keim enthalten gewesen sein. Da aber in dem Wesen der Furchung das Gesetz der folgenden Entwicklung bereits enthalten ist, so muss die Furchung des Keimes einer Mehrfachbildung verschieden sein von der einer Einfachbildung. Der Keim einer späteren Mehrfachbildung muss den mehrfachen Kräfteplan, dessen Vollzug die Individualität bedingt, entweder schon vor der Befruchtung besitzen, was das Wahrscheinlichere, oder er muss ihn durch die Wirkung des Samens auf das Ei erhalten. Um an unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die Furchung anzuknüpfen, so dürften sich vielleicht an einem Ei, das zu einer Doppelbildung sich entwickeln wird, durch einen glücklichen Zufall zwei excentrisch gelegene Furchungsmittelpunkte in den ersten Stadien der Furchung nachweisen lassen, als erster sichtbarer Ausdruck des doppelten Kräfteplans; für Dreifachbildungen müssten deren 3 angenommen werden. Weiter in das speculative Gebiet einzutreten, ist nicht die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung.

6) Systematische Stellung.

Wenn es auch ausser allem Zweifel zu liegen scheint, dass den Mehrfachbildungen eine hohe wissenschaftliche Bedeutung zukommt, dass sie unmittelbar an das normale Gebiet anstossen, so ist die Entscheidung der Frage eine höchst schwierige, wie sie sich ihrer Bedeutung nach zu dem normalen Wirbelthierreich verhalten, welche Stellung sie im Haushalt der Natur einnehmen.

Ueber die morphologische Bedeutung der Mehrfachbildungen haben sich nur sehr wenige Beobachter ausgesprochen. Es sind hier drei Auffassungen an den Tag getreten:

a) Doppelbildungen sind ein nicht gelungener Versuch der Natur zu vollkommenen Zwillingen (*Leuckart*, *B. Schultze*).

b) Sie sind ein nicht gelungener Versuch zur Herstellung eines einheitlichen Individuums (*Meckel*, *Reichert*).

c) Sie sind zu beurtheilen als Geschöpfe eigener Art (*Geoffroy St. Hilaire*, *ich*).

Es erhebt sich in dieser schwierigen Angelegenheit vor Allem die Frage, ob die Natur mit der Herstellung von Mehrfachbildungen auf eine absolut neue, sonst ungewöhnte Weise operire, oder ob sich dieselben in ihrer Entwicklungsweise anderen Bildungen anschliessen lassen.

Hier kann meines Erachtens ein Zweifel nicht bestehen und lenke ich schliesslich die Aufmerksamkeit auf die beistehenden schematischen Figuren, deren erste eine Dreifachbildung vom unteren, deren zweite eine Dreifachbildung vom oberen Eipol aus gesehen darstellt. *A*, *B* und *C* sind die drei Embryonalanlagen, die bereits Primitivrinnen er-

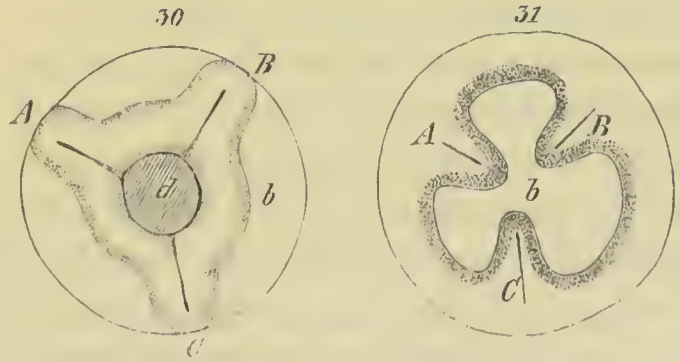

Fig. 30 u. 31. Schemata einer Dreifachbildung vom unteren (30), vom oberen Eipol (31) aus gesehen. *A*, *B*, *C*, die 3 Embryonalanlagen; *b* Area lucida; *d* Dotterloch.

kennen lassen: *d* ist das noch nicht verschlossene Dotterloch, *b* das Blastoderm, zunächst Ectoderm der Area lucida, in welche hinein die vorderen Embryonalanlagen Radien gleich vorspringen.

Ich will nicht soweit gehen, in den Mehrfachbildungen mit Axen-

vermehrung ohne Weiteres Rückschläge auf radiärsymmetrische Entwicklungsformen zu erkennen, nichts destoweniger ist der strahlthierartige Typus (zumal bei den Dreifachbildungen) allzusehr ausgeprägt, als dass er nicht in morphologischer Hinsicht hervorgehoben zu werden verdiente. Ich habe darum die Norm der Entwicklung der Wirbelthiere als monoradiale, die seltene Abweichung als pluriradiale Entwicklung bezeichnet. Auch tritt mehr und mehr an das Licht, dass grosse einheitliche Grundzüge ebensowohl die normale als auch die anomale Entwicklung der Wirbelthiere beherrschen.

So entwickelt sich also bei den Mehrfachbildungen aus einer einfachen Gastrula eine mehrfache Neurula.

7) Experimentelle Beobachtungen.

Die Prüfung der Wirkungsweise ungewöhnlicher äusserer Einflüsse auf einen in der Entwicklung begriffenen Thierkeim befindet sich noch in den ersten Anfängen: gleichwohl sind nach gewissen Richtungen hin, der Erzeugung von Hemmungsbildungen, der Erziehung neuer Arten bereits bedeutende Erfolge erzielt worden und ist diesem Gebiet wohl noch eine grössere Zukunft vorbehalten. Was aber die künstliche Hervorbringung von Mehrfachbildungen betrifft, so ist hierüber nur von misslungenen Versuchen zu berichten. Schon im verflossenen Jahrhundert glaubte zwar *Jacobi* Doppelbildungen von Fischen künstlich erzeugen zu können. Späterhin glaubten *Valentin*, *Schrohe* u. A., durch künstliche Keimspaltung zu einem solchen Ziele zu gelangen; aber ein beweisender Fall ist nicht hervorgebracht worden. Ebensowenig gelangte *Lereboullet* zu glücklichem Ergebnisse, trotz zahlreicher Versuchsreihen. Es dürfte nicht unzweckmässig sein, seine an Hechteiern gemachten Erfahrungen[1]) hier mitzutheilen.

Seine Untersuchungen erstreckten sich auf Einflüsse der Befruchtung, auf mechanische und physikalische Einwirkungen verschiedener Art. Die Wirkung sehr geringer Samenmengen liess keinen Einfluss auf die Zahl der Monstra bemerken. Die letzten Eierstockseier schienen eine grössere Sterblichkeit zu besitzen als die vorhergehenden, aber sie hatten keinen Bezug zu Missbildungen. Bewegung der Eier während der Befruchtung blieb ohne Einfluss; ebenso mechanische Einwirkung auf das Ei, wie Compression, wie das häufige Bürsten der Eier zum Zweck der Reinigung. Abplattung der Eier durch Druck, partielle Austrocknung der Hülle blieben ohne Erfolg. Kälte erzeugte Hemmungs-

---

1) Annales des sciences nat., V. Serie, Zoologie T. I, 1864.

bildungen, z. B. Nichtbildung des einen oder beider Augen, der Gehörlabyrinthe, des ganzen embryonalen Körpers, Magerkeit und Dünne des Embryo. Ungenügende Erneuerung des Wassers hatte ähnliche Ergebnisse, ebenso eingeschlossene Luft. Welches auch die Bedingungen der Entwicklung und die äusseren Einflüsse waren, es herrschte eine grössere oder kleinere Aehnlichkeit unter den Anomalien derselben Befruchtung. Bald sind es Doppelbildungen, bald einfache Monstra, die vorherrschend waren, trotz der verschiedensten äusseren Einflüsse; gleiche äussere Einflüsse führten andrerseits die verschiedensten Ergebnisse herbei. Häufige Reinigung der Eier durch Bürsten schien günstig auf die Bildung von Doppelmonstris einzuwirken: doch erwies sich letztere Manipulation unfähig, Doppelbildungen hervorzurufen: die Reinigung der Eier und ihre dadurch geschehene Versetzung in günstige Lebensbedingungen war hier das Wirksame. —

Soweit *Lereboullet* und wird es nach dem Vorausgegangenen nicht Wunder nehmen dürfen, wenn die zahlreichen Bemühungen um die künstliche Erzeugung von Mehrfachbildungen versagten. Berücksichtigt man, dass wir gegenwärtig gewisse Verhältnisse der normalen Knochenfischentwicklung klarer erkennen oder vielmehr richtiger zu deuten vermögen, so ergibt sich, dass einmal nicht alle zu wünschenden, selbst nicht einmal die wichtigsten Einwirkungen auf den normalen Keim, mit der Absicht der Erzeugung von Mehrfachbildungen, schon ausgeübt worden sind; dass andrerseits trotzdem nur sehr geringe Aussicht besserer Erfolge zu erwarten ist. Unter jenen noch ausstehenden Einwirkungen meine ich nicht diejenige von einem Ueberflusse an Sperma; es wird vielmehr auf jedes einzelne Ei in der Art einzuwirken sein, dass am beginnenden Keimring zwei im Flächenwachsthum gehemmte Stellen sich ausbilden müssen, worauf schon oben hingedeutet worden ist. Man wird auch versuchen, normale Keime theils vor theils unmittelbar nach der Befruchtung durch Druck in zwei Portionen zu zerlegen und eventuell in dieser Anordnung zu erhalten, ohne dass das Ei als Ganzes Schaden erleidet. Durch passende Anlegung geeigneter, mit Schraube versehener Ringe um grössere Eier habe ich kürzlich versucht, in der genannten Richtung zur Lösung jener interessanten Frage beizutragen und hoffe ich bei anderer Gelegenheit hierüber Einiges mittheilen zu können.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.